FLORA

ODER ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

HERAUSGEGEBEN VON

DR. O. RENNER

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

NEUE FOLGE. 37. BAND

DER GANZEN REIHE 137. BAND

DRITTES HEFT

MIT 17 ABBILDUNGEN IM TEXT

Nachlaß von Prof. N. Malta

1943 : 88

JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1943

Flora. N. F. Band 37	Heft 3	S. 193–264, Jena, 15. 9. 1943

Inhaltsverzeichnis.

Seite

FREY-WYSSLING, A. und V. v. RECHENBERG-ERNST, Über die Wasserpermeabilität der Epithemzellen von Hydathoden. Mit 2 Abbildungen im Text . . . . . 193—215

RENNER, O., Kurze Mitteilungen über Oenothera. VI. Über die 15-chromosomigen Mutanten dependens, incana, scintillans, glossa, tripus. Mit 6 Abbildungen im Text . . . . . 216—229

ROTTENBURG, WILHELMINE, Die Plasmapermeabilität für Harnstoff und Glyzerin in ihrer Abhängigkeit von der Wasserstoffionenkonzentration. Mit 9 Abbildungen im Text . . . . . 230—264

Die „Flora" erscheint zwanglos in einzeln berechneten Heften. Je 4 Hefte bilden einen Band, dessen Preis im laufenden Jahre 40 RM nicht überschreiten wird.

Manuskripte in deutscher Sprache, völlig druckfertig in Maschinenschrift, sind zu schicken an Prof. Dr. O. Renner, Jena, Botanisches Institut.

Verfassernamen sind gerade, lateinische Namen gewellt zu unterstreichen. Vorlagen zu Textabbildungen sollen nicht in den Text eingefügt werden, sondern sind gesondert beizugeben; die Texte zu den Abbildungen sind auf besonderem Blatt zusammenzustellen. Als Muster für die Art der Literaturzitierung gelten die Literaturlisten der letzten Bände der Flora.

Für den Druckbogen wird, bis zu der Höchstzahl von drei Bogen, ein Unkostenbeitrag von 30 RM gewährt, jedoch nicht bei Dissertationen. Nur 40 Sonderabdrucke können bis auf weiteres geliefert werden.

Die Bärlappgewächse (Lycopodiaceae)

Eine beschreibende Zusammenstellung
mit besonderer Berücksichtigung ihrer Varietäten und Formen

Von

Hermann Nessel

Garteninspektor des Botanischen Gartens in Gießen

Mit einem Titelbild und 88 Abbildungen im Text
mit 258 Einzelbildern nach den Originalpflanzen

IX, 404 S. gr.8° 1939 RM 20.—, geb. 21.50

Inhalt. **Allgemeiner Teil:** 1. Über Gestalt und inneren Bau. 2. Standorte. 3. Leicht erkenntliche Merkmale. 4. Vermehrung. 5. Kulturwinke. 6. Nutzen und Verwendung. 7. Geographische Verbreitung. / **Spezieller Teil:** 1. Einteilung. 2. Aufzählung der Haupt- und Untergruppen, Arten und Formen in systematischer Reihenfolge: Gattung I: „Urostachys." Gattung II: „Lycopodium." / Schlußwort. Wichtigste Literatur. Register der Arten, Abarten, Formen und Synonyme.

Im Verlauf der letzten 25 Jahre hat sich eine stattliche Zahl von neuen und mutmaßlich neuen Arten und Formen der so interessanten Familie der Lycopodiaceen angesammelt; es erwies sich daher eine durchgreifende systematische Bearbeitung als notwendig, zumal auch selbst in größeren beschreibenden Werken die Familie der Lycopodiaceen recht wenig bedacht worden ist.

Der Verfasser ist ein ausgezeichneter Kenner der Bärlappgewächse. Seine Gesamtbeschreibung ist das Ergebnis vieljähriger Arbeit und enthält in kurzer Fassung eine Darstellung aller bis jetzt bekannten Arten mit allen ihren Formen und mit besonderer Berücksichtigung der einheimischen Arten. Eine stattliche Menge findet dabei zum ersten Male Erwähnung. Die Abbildungen sind ausnahmslos eigene Aufnahmen des Verfassers.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA

1943:88
Nachlaß von P[illegible] N. Malta

Über die Wasserpermeabilität der Epithem von Hydathoden.

Von **A. Frey-Wyssling** und **V. v. Rechenberg-Ernst.**

(Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut
der Eidgenössischen Technischen Hochschule Zürich).

Mit 2 Abbildungen im Text.

1. Problemstellung.

Vor einiger Zeit hat HOFMEISTER (1939) eine Studie über die Wasserpermeabilität der Wasserdrüsen von *Saxifraga*-Blättern veröffentlicht, die unser besonderes Interesse erweckt hat. Nach seinen Messungen ist die Wasserdurchlässigkeit der Epithemzellen im Mittel drei bis maximal acht mal größer als diejenige der benachbarten Palisadenzellen des Mesophylls. Dieser Befund könnte zu interessanten Spekulationen Anlaß geben: Steht die erhöhte Wasserpermeabilität mit der wasserausscheidenden Funktion des Drüsenepithems im Zusammenhang? Oder besitzen die Epithemzellen eine verminderte Vitalität, wie dies HUBER (1939) von den ausgewachsenen Siebröhren annimmt, so daß dieses Gewebe das Wasser nur mehr passiv von den Hydrocyten (kurze Tracheiden, s. Abb. 1) nach außen leitet? Angesichts der zahlreichen Kräuter, die passive Hydathoden besitzen, und der Tatsache, daß das Hydathodengewebe bei *Saxifraga* von der Leitbündelscheide umschlossen ist und daher offenbar vom Leitgewebe abstammt, ist eine solche Möglichkeit der näheren Prüfung wert. Wir nahmen daher in Aussicht, die Frage der Wasserpermeabilität der aktiven Hydathoden weiter zu verfolgen.

Die Erkenntnis der erhöhten Epithemdurchlässigkeit hat HOFMEISTER mit Hilfe der Plasmolysen-Eintrittskonstanten von HÖFLER (1930) gewonnen. Da BACHMANN (1939) der Bestimmungsmethode von HÖFLER andere Berechnungsweisen, die von der Diffusionsgrundformel abgeleitet sind, gegenüber gestellt hat, bestand unsere erste Aufgabe in vergleichenden Permeabilitätsermittlungen nach den verschiedenen Auswertungsmethoden. Als Versuchspflanze wurde die von HOFMEISTER empfohlene *Saxifraga lingulata* Bell. gewählt, nachdem wir bei anderen Saxifragaceen (*Hydrangia* usw.) für Meßzwecke weniger günstige Verhältnisse festgestellt hatten.

2. Messungen am Drüsenepithem von *Saxifraga lingulata* Bell.

a) Histologie der Hydathoden.

Die Blätter dieser Steinbrechart sind, wie ihr Name sagt, lang (durchschnittlich 30 mm) und schmal. Im vordersten Drittel werden sie bis zu 5 mm breit. Die Hydathoden führenden Blattzähne stehen dort am dichtesten. Nach Hofmeister verhält sich die Wasserpermeabilität der Wasserdrüsen trotz verschiedener Guttationstätigkeit bei allen Blattzähnen gleich.

Die Wasserspalten liegen in Grübchen der Blattoberseite, die von Epidermispapillen umstellt sind. In den Grübchen findet sich reichlich Calciumcarbonat als Verdunstungsrückstand des Guttationswassers. Diese Merkmale hat *Saxifraga lingulata* mit den bei uns heimischen Arten *Saxifraga Aizoon* Jacq. und *Saxifraga Cotyledon* L. gemeinsam. Sie gehört mit diesen zusammen in die Sektion *Euaizoon* Schott, welche felsige Standorte bevorzugt (Engler 1872).

Unter den Wasserspalten liegt eine kleine Wasserhöhle. An diese grenzen völlig chlorophyllfreie Epithemzellen von rundlicher oder unregelmäßig polygonaler Form, die keine Vakuolen aufweisen. Langsam gehen sie in längliche Zellen über, die vakuolisiert sind. Ihre Länge beträgt 30—36 μ, ihre Breite 10—13 μ. Der Durchmesser der vorderen rundlichen Zellen ist etwas größer als die Breite der hinteren länglichen Zellen, deren Plasmabelag 2—6 μ dick ist. Der Kern kann bis 8 μ Durchmesser erreichen. Er ist wenig kleiner als der Kern der viel größeren Mesophyllzellen.

Auf die länglichen Epithemzellen folgen die Hydrocyten des Leitbündels, das sich in der Hydathode in einzelne Strahlen aufteilt. Die Epithemzellen sind eng zu einem eiförmigen Komplex zusammengeschlossen, dessen Spitze gegen die Wasserspalte orientiert ist. Es bleiben darin meist gar keine oder nur winzig kleine Interzellularen frei.

Das Epithem wird vollkommen umschlossen von einer Scheide, die einerseits in die Leitbündelscheide und anderseits in die Epidermiszellen übergeht. Am Übergang vom Leitbündel zum Epithem sind die Scheidezellen besonders groß. Alle enthalten reichlich Gerbstoff. Auch einzelne der Palisadenzellen und der rundlichen Mesophyllzellen der Blattunterseite sind mit Gerbstoff angefüllt. Kurt (1930), der verschiedene Sektionen der Gattung *Saxifraga* untersucht hat, fand, daß namentlich die kalkabscheidenden Steinbrecharten viel Gerbstoff speichern.

Bei der Sektion *Euaizoon* ist das Epithem besonders gut ausgebildet. Der Zellinhalt ist hell, fast durchsichtig. Dadurch lassen sich die Konturen der Zellwände leicht feststellen, während die Protoplasmagrenze manchmal schwer zu sehen ist. *Saxifraga lingulata* hat etwas größere Epithemzellen als *Saxifraga Aizoon* und *S. Cotyledon*. Dadurch ist sie für die Untersuchung der Wasserpermeabilität besonders geeignet.

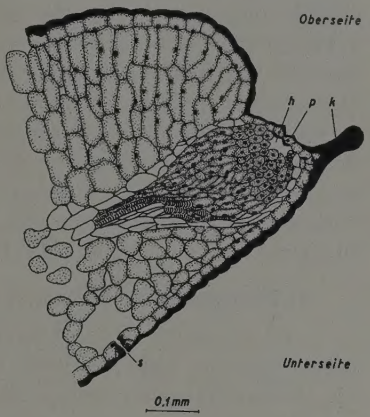

Abb. 1. Längsschnitt durch die Hydathode von *Saxifraga lingulata*.
Die kutinisierte Außenwand der Epidermis ist schwarz gehalten; die gerbstoffhaltigen Zellen der Leitbündelscheide sind weiß gelassen, um sie gegenüber Epithem und Mesophyll abzuheben.
k = Kutinpapille, s = Spaltöffnung, h = Wasserhöhle, p = Porenzelle.

Wie aus der Beschreibung und den Abb. 1 bis 2 hervorgeht, erscheint das Epithem in zwei deutlich verschiedene Gewebe differenziert: 1. in ein äußeres plasmareiches Drüsengewebe o h n e Vakuolen und 2. in ein inneres vakuolisiertes Leitgewebe mit gestreckten Zellen, die von den Hydrocyten der Nervenendigung ausgehen und so den Übergang von der vaskulären zur zellulären Wasserleitung vermitteln. Die Umgestaltung von den inneren vakuolisierten zu den äußeren plasmagefüllten Epithemzellen erfolgt allmählich. Für plasmometrische Messungen eignen sich natürlich nur die vakuolisierten Epithemzellen, da nur sie eine annähernd zylindrische Gestalt und einen im Vergleiche zum Plasmabelage genügend großen Zellsaftraum besitzen, um die Anwendung der Formel von Höfler zur Bestimmung des Plasmolysegrades zu gestatten. Bei den vakuolenfreien, rundlichen Drüsenzellen erfolgt ja die Plasma-

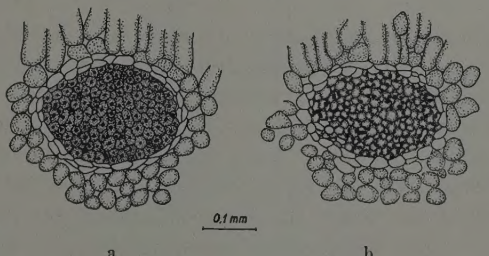

Abb. 2. Querschnitte durch die Hydathode von *Saxifraga lingulata*. a) durch die Spitze des Epithems; Epithemzellen plasmareich und vakuolenfrei (Drüsencharakter). b) durch die Basis des Epithems; Epithemzellen vakuolisiert (Leitgewebecharakter?)

abhebung nicht als harmlose Plasmolyse, sondern als Folge einer Plasmaentquellung, die Rückschlüsse auf die natürlichen Permeabilitätsverhältnisse verbietet. Es ist merkwürdig, daß Hofmeister in seiner Studie nicht auf diese Verhältnisse hinweist. Es ist jedoch anzunehmen, daß auch er vakuolisierte Epithemzellen gemessen hat. Man muß sich dabei bewußt sein, daß wir auf diese Weise nicht die Permeabilitätseigenschaften der eigentlichen Drüsenzellen erfassen. Andererseits bieten aber gerade die vakuolisierten Zellen im Hinblick auf die Möglichkeit, daß sie mit ihrer Leitfunktion als Nachbarn der abgestorbenen Hydrocyten eine verminderte Plasmavitalität besitzen, für die Wasserpermeabilitätsmessung ein besonderes Interesse.

b) Bestimmung der Plasmolyse-Eintrittskonstanten nach HÖFLER.

Die Plasmolyse einer Zelle erfolgt um so schneller, je leichter das Wasser aus der Vakuole durch den Plasmaschlauch austreten kann. Die Verkleinerung des großen Saftraumes in der Zelle mißt Höfler durch Bestimmung des Plasmolysegrades g, das ist das Verhältnis der geschrumpften, vom Plasmaschlauch umspannten Vakuole zum ursprünglichen Zellvolumen. Für zylindrische Zellen beträgt der Plasmolysegrad bei Konvexplasmolyse

$$g = (l - b/3) : h, \qquad (1)$$

wobei h die Zellänge, b die Zellbreite und l die Länge des sich von den Zellenden zurückziehenden Protoplasten, gemessen von Meniskus zu Meniskus, bedeuten.

Nach Höfler (1930) verändert sich der Plasmolysegrad in Funktion der Zeit nach folgender Beziehung:

$$\frac{dg}{dt} = E . \Delta c. \qquad (2)$$

Hierbei bedeuten dg die Veränderung des Plasmolysegrades g in der Zeit dt, Δc die Konzentrationsdifferenz zwischen dem Plasmolytikum und dem Zellsafte während der Zeit dt und E die Eintrittskonstante der Plasmolyse. Die Plasmolysegeschwindigkeit wäre also in denkbar einfacher Weise nur vom Konzentrationsunterschiede Δc abhängig, und die Eintrittskonstante E stellt unter dieser Voraussetzung ein Maß für die Wasserdurchlässigkeit des Plasmaschlauches vor.

Der Konzentrationsunterschied Δc ist gegeben durch die Differenz C—c, wobei C die konstante Konzentration des Plasmolytikums und c die veränderliche Konzentration des Zellsaftes bedeuten. Da c in einfacher Weise vom Plasmolysegrad g abhängig ist, kann die Differentialgleichung (2) integriert werden (Höfler 1930). Die Ein-

trittskonstante E läßt sich dann aus den meßbaren Größen Zeit und Plasmolysegrad, sowie der gegebenen Plasmolysekonzentration C berechnen.

Bei der Durchführung der Messungen hielten wir uns an die Angaben von HOFMEISTER, so daß sich eine Beschreibung der speziellen Meßtechnik erübrigt. Als Plasmolytika haben wir volummolare Zuckerlösungen von Glukose, Fruktose und Saccharose verwendet. Es machten sich jedoch in den verschiedenen Lösungen keine Unterschiede bemerkbar, so daß sie im folgenden nicht gesondert aufgeführt sind.

Um die Zuverlässigkeit der Versuche beurteilen zu können, wurden sie in einem Koordinatensystem mit der Ordinate für die Plasmolysegrade und der Abszisse für die Zeit aufgetragen. Hatte die Kurve den von HÖFLER geforderten logarithmischen Verlauf, so wurden die Versuche verwendet. War sie dagegen unregelmäßig oder sehr steil, so mußte man annehmen, daß das Plasma durch die Plasmolyse beschädigt war. Solche Versuche kamen daher für die Auswertung nicht in Betracht.

In den Tabellen 1 und 2 sind die gefundenen Eintrittskonstanten E der zuverlässigsten Versuche an Epithem- und Palisadenzellen zusammengestellt. Die Schwankung der gefundenen Werte ist für eine „Konstante" unerwünscht groß. Der größte zuverlässige Wert ist zehnmal größer als der kleinste, und entsprechend ergeben sich unverhältnismäßig große mittlere Fehler der Mittelwerte für E.

Tabelle 1. Eintrittskonstanten E der untersuchten Epithemzellen:

Nr. 1	0,34	Nr. 11	0,73	Nr. 21	0,30
2	0,39	12	0,57	22	0,76
3	0,31	13	0,27	23	0,58
4	0,35	14	1,69	24	2,41
5	0,72	15	0,74	25	1,87
6	0,91	16	0,56	26	1,13
7	0,80	17	0,47	27	0,74
8	2,13	18	0,44	28	1,73
9	1,68	19	0,76	29	0,42
10	3,26	20	0,71		
				Mittel	$0{,}96 \pm 0{,}14$

Tabelle 2. Eintrittskonstanten der untersuchten Palisadenzellen:

Nr. 1	1,48	Nr. 6	0,56	Nr. 11	0,19
2	0,63	7	0,26	12	0,53
3	0,55	8	0,12	13	0,45
4	0,49	9	0,85	14	0,20
5	0,32	10	0,69		
				Mittel	$0{,}52 \pm 0{,}09$

Für die Epithemzellen ist das Mittel der Eintrittskonstanten etwa doppelt so groß wie für die Palisadenzellen. Wir können somit den

Befund von Hofmeister bestätigen, daß die Plasmolysegeschwindigkeit von den Epithemzellen bedeutend größer ist als von den Mesophyllzellen. Eine Gegenüberstellung der gefundenen Werte zeigt eine befriedigende Übereinstimmung:

Eintrittskonstanten E	Epithemzellen	Palisadenzellen
Hofmeister (1939)	$1{,}43 \pm 0{,}34$ (13 Messungen)	$0{,}42 \pm 0{,}02$ (7 Messungen)
diese Arbeit	$0{,}96 \pm 0{,}14$ (29 Messungen)	$0{,}52 \pm 0{,}09$ (14 Messungen)

Bei Hofmeister ist E der Epithemzellen dreimal so groß wie bei den Palisadenzellen, aber der große mittlere Fehler zeigt an, daß auch bei ihm unverhältnismäßig große Schwankungen der Einzelwerte für die Epithemzellen vorkommen (min. 0,33, max. 3,62). Wollte man die Vorschrift der Variationslehre strenge anwenden, daß Unterschiede nur zuverlässig sind, wenn sie den mittleren Fehler der zu vergleichenden Größen um das Dreifache übertreffen, so wäre zwischen den Eintrittskonstanten der Epithem- und Palisadenzellen nicht einmal ein sicherer Unterschied vorhanden.

Eine viel größere Konstanz zeigen die Werte der Palisadenzellen, trotzdem viel weniger Einzelmessungen durchgeführt worden sind.

Die für die Epithemzellen nachgewiesene Unsicherheit läßt es ratsam erscheinen, aus den gefundenen Eintrittskonstanten nicht direkt auf die Wasserpermeabilität zu schließen, sondern vorerst zu versuchen, die von Bachmann (1939) vorgeschlagene Berechnungsweise anzuwenden.

c) Berechnung der Wasserpermeabilität nach Bachmann.

Während Huber und Höfler (1930), Palva (1939) u. a. die Wasserpermeabilität als Druckfiltration auffassen, indem sie berechnen, wieviel Wasser durch ein μ^2 in einer Minute bei einer Atmosphäre Druckunterschied wandert, vertritt Bachmann die Ansicht, daß die Wasserverschiebung einen Diffusionsvorgang vorstelle. Da die semipermeablen Häute des Cytoplasmas die Wanderung der gelösten Zuckermoleküle oder Salzionen verhindern bzw. sehr stark erschweren, so muß das Wasser zu der konzentrierteren Außenlösung wandern, um den von der Diffusion angestrebten Konzentrationsausgleich zu erreichen. Während man sich bei der Diffusion das Wasser zu unrecht gerne als feststehendes Kontinuum vorstellt, durch welches die diffundierenden Teilchen sich ausbreiten, liegen die Verhältnisse bei der Plasmolyse umgekehrt, indem die Teilchen außen „festgehalten" sind, so daß das Wasser zu ihnen wandern muß.

Bei den Erscheinungen der Kataphorese und der Elektroosmose liegen vergleichbare Verhältnisse vor. Während in einem elektrischen

Felde geladene Kolloidteilchen wandern (Kataphorese), so bewegt sich umgekehrt das Dispersionsmittel in entgegengesetzter Richtung zu den Kolloidteilchen, wenn wir diese sich gegenseitig vernetzen lassen, so daß sie an der Bewegung verhindert werden (Elektroosmose). Es leuchtet ein, daß die relative Geschwindigkeit zwischen Teilchen und Flüssigkeit bei gleichen Potentialdifferenzen, Ladungen und Reibungswiderständen dieselbe ist, ganz unabhängig davon, ob wir die Teilchen wandern lassen oder festhalten. Aus dieser Überlegung muß bei der Diffusionsbewegung des Wassers bei festgehaltenen Teilchen die gleiche Diffusionskonstante gelten, wie für bewegliche Teilchen in scheinbar feststehendem Wasser; denn sie ist eine Konstante, die sich auf die gegenseitige Bewegung von gelösten Teilchen und Wassermolekülen bezieht, welche an Stelle der ausgewanderten Teilchen treten müssen.

Bachmann überlegt nun so, daß, falls dem Cytoplasma als ganzem (also abgesehen von den semipermeablen Oberflächenhäuten) die Eigenschaften eines der Gelatine vergleichbaren Hydrogeles zukommen, die Wasserpermeabilität durch die Diffusionskonstanten des gewählten Plasmolytikums und der gelösten Zellinhaltsstoffe gegeben sei. Da jene Konstanten für Zucker und Salze in, dem Plasma vergleichbaren, Gelen und viskosen Solen zwischen 0,2 und 1,0 cm^2/Tag liegen, muß man für die Wasserpermeabilität bei der Auswertung als Diffusionsvorgang Konstanten von dieser Größenordnung finden, falls sich im Plasmaschlauch oder in seinen Grenzflächen nicht ganz besondere Widerstände für den Wasserdurchtritt geltend machen. Nur wenn also beträchtliche Abweichungen von den zur Diskussion gestellten Diffusionskonstanten gefunden würden, darf man nach Bachmann von einer Wasserpermeabilität besonderer Art des Plasmas sprechen, die dann bei den verschiedenen Protoplasten verschieden sein könnte. Falls jedoch Konstanten im obigen Bereiche gefunden werden, würden dem Wasserein- und -austritt keinerlei spezifische Hindernisse in den Weg gelegt, und das Cytoplasma würde sich samt seinen Oberflächenbarrieren wie jedes beliebige andere Hydrogel verhalten. Diese Überlegungen sind von grundsätzlicher Wichtigkeit, denn es ist für eine umfassende Permeabilitätstheorie entscheidend, ob die semipermeabeln Oberflächenhäute des Cytoplasmas den Wassermolekülen, ähnlich wie gelösten Teilchen, einen wesentlich erhöhten Durchtrittswiderstand entgegenstellen.

Für die Berechnung von Diffusionskonstanten aus Plasmolysemessungen ergeben sich jedoch beträchtliche Schwierigkeiten. Während bei der Auffassung der Wasserpermeabilität als Filtration die Filterdicke bei der Berechnung der Filterkonstanten unberücksichtigt bleibt,

muß man bei der Diffusion genau angeben können, wie groß die Strecke Δs ist, die von den Wassermolekülen zurückgelegt wird, das heißt, von wo bis wo sich das Konzentrationsgefälle $\Delta c/\Delta s$ erstreckt. Bachmann sieht sich genötigt, für seine Berechnungen drei verschiedene Annahmen zu machen. Das Konzentrationsgefälle kann sich bei zylindrischen Zellen bis zur Zellachse, also über die halbe Zellbreite b ausdehnen (Fall 1), oder aber es bezieht sich nur auf die Dicke d des (plasmolysierten) Plasmaschlauches (Fall 3). Als eine weitere Möglichkeit diskutiert Bachmann Diffusionswege, die den n-ten Teil der Zellbreite ausmachen, also b/n betragen, wobei jedoch n unbekannt bleibt (Fall 2). Für Fall 3 (Diffusion nur durch den Plasmabelag) muß man annehmen, daß in der ganzen Vakuole während der Plasmolyse zufolge ständiger Durchmischung die Konzentration überall gleich groß sei.

Nach den Formeln von Bachmann lassen sich aus den Plasmolysezeiten und den plasmometrischen Daten zylindrischer Zellen (b Zellbreite, h Zellänge, l variable Länge des schrumpfenden Protoplasten) Konstanten berechnen, die im Falle 1 (Diffusionsweg b/2) direkt der Diffusionskonstante entsprechen, im Falle 2 und 3 jedoch noch mit den Größen n oder b/d belastet sind (s. Tabelle 3 und 4).

Da bei Blattschnitten der freie Zutritt des Plasmolytikums durch die kutinisierte Epidermis von zwei Seiten behindert sei, so daß nur die halbe Zutrittsfläche übrig bleibe, sollen nach Bachmann die erhaltenen Konstanten zu klein ausfallen, weshalb er sie verdoppelt. Ferner nimmt er für den Fall 1 an, daß über und unter den zu messenden Zellen je eine Lage unversehrter Zellen vorhanden sei, so daß der eigentliche Diffusionsweg 3b/2, statt nur b/2 betrage. Daher multipliziert er die Konstante für den Fall 1 ferner noch mit 3.

Für unsere Zwecke haben wir diese Korrekturen nicht angebracht, denn wir arbeiteten mit der von Huber und Höfler beschriebenen Eiltechnik, bei der die von Bachmann gemachten Voraussetzungen kaum gelten: Der in Brunnenwasser entlüftete Schnitt wird in einem möglichst kleinen Wassertropfen, der ihn vor dem Austrocknen bewahrt, auf den Objektträger gebracht und mit einem von Glassplittern gestützten Deckglas gedeckt. Nachdem das Mikroskop eingestellt ist, wird das Plasmolytikum mit einer Pipette vom Deckglasrand zugesetzt. Auf diese Weise dringt das Plasmolytikum nicht nur seitlich in den Schnitt ein, sondern es überschwemmt das ganze Gewebe, spült das vorhandene Wasser weg, und durch die heftige Strömung erfolgt sofort eine gründliche Durchmischung bis in die Interzellularen hinein. Wir dürfen daher annehmen, daß die Diffusion von der Oberfläche der gemessenen Zellen aus ein-

setzt. Wir haben daher an den nach den Formeln von BACHMANN berechneten Werten keinerlei Korrekturen vorgenommen. Wir konnten dies um so eher unterlassen, da es uns weniger auf die Gewinnung von absoluten als von relativen Werten für eine einwandfreie Vergleichsbasis der Wasserpermeabilität von Epithem- und Mesophyllzellen ankam.

In den Tabellen 4 und 5 sind die berechneten Konstanten nach BACHMANN für die gleichen Versuche zusammengestellt, die in Tabelle 1 und 2 die Plasmolyse-Eintrittskonstanten lieferten.

Tabelle 3. Wasserdiffusionskonstanten k der untersuchten Epithemzellen:

Zelle	Fall 1	Fall 2	Fall 3
Nr.	k	$k \cdot n$	$k \cdot \frac{b}{d}$
1	0,062	0,050	0,295
2	0,378	0,325	0,375
3	1,630	0,135	0,160
4	0,203	0,180	0,125
5	1,120	0,835	0,635
6	0,358	0,405	0,265
7	0,342	0,335	0,935
8	1,300	1,280	1,045
9	0,910	0,740	0,410
10	2,650	2,925	1,550
11	0,148	0,135	0,775
12	0,705	0,545	0,370
13	0,187	0,155	0,105
14	1,168	0,995	0,605
15	0,620	0,510	0,800
16	0,247	0,210	0,150
17	0,267	0,220	0,145
18	0,302	0,255	0,205
19	0,120	0,090	0,070
20	0,450	0,375	0,230
21	0,255	0,135	0,255
22	0,312	0,275	0,210
23	0,162	0,145	0,955
24	0,363	0,310	0,320
25	0,517	0,395	0,320
26	0,648	0,535	0,420
27	0,223	0,195	0,195
28	1,168	0,975	0,720
29	0,150	0,130	0,095
	Mittel $0{,}585 \pm 0\ 106$	Mittel $0{,}476 \pm 0{,}104$	Mittel $0{,}439 \pm 0{,}066$

Die erhaltenen Werte zeigen wiederum erhebliche Schwankungen. Aber diese sind nicht größer als in dem von BACHMANN verarbeiteten Material, und die mittleren Fehler halten sich in denselben Grenzen wie bei der Bestimmung der Eintrittskonstanten.

Das Ergebnis ist sehr überraschend. Denn bei der Berechnung nach BACHMANN fallen die Konstanten für die Palisadenzellen wesent-

Tabelle 4. Wasserdiffusionskonstanten k der untersuchten Palisadenzellen:

Zelle	Fall 1	Fall 2	Fall 3
Nr.	k	$k \cdot n$	$k \cdot \frac{b}{d}$
1	1,40	1,15	0,87
2	0,81	0,72	0,60
3	2,40	2,12	1,98
4	0,62	0,50	0,35
5	1,90	1,48	1,24
6	1,34	1,19	0,79
7	0,16	1,38	0,44
8	3,81	3,63	0,62
9	3,98	3,32	2,43
10	3,96	3,26	1,83
11	1,17	1,05	0,82
12	3,18	2,47	1,95
13	1,89	0,95	1,03
14	2,08	1,45	0,73
	Mittel $2,05 \pm 0,34$	Mittel $1,76 \pm 0,27$	Mittel $1,12 \pm 0,18$

lich größer aus als für die Epithemzellen! Da für den Fall 1 die gefundenen Werte numerisch der Diffusionskonstanten gleich sind, würde dies besagen, daß bei den Palisadenzellen die Wasserdiffusion etwa viermal rascher erfolgt als bei den Epithemzellen. Man findet also beim gleichen Versuchsmaterial gerade das Gegenteil vom Ergebnis bei der Auswertung auf Eintrittskonstanten! Dieses erstaunliche Resultat veranlaßte uns, die Versuchsergebnisse von Hofmeister ebenfalls auf Wasserdiffusionskonstanten nach Bachmann umzuwerten. Leider sind die Angaben von Hofmeister nur für seine Versuche 47 und 48 detailliert genug, um die Formeln von Bachmann anwenden zu können; aber auch dort fehlen die Angaben von Länge h und Breite b der Zellen. Es wurden daher für diese Größen die mittleren Werte aus unseren Versuchen eingesetzt (s. S. 204 u. 205). In Tabelle 5 sind die nach den Versuchsprotokollen von Hofmeister berechneten Konstanten zusammengestellt, und man erkennt wiederum eine Umkehrung der erwarteten Verhältnisse, indem die Konstanten für die Epithemzellen fast ausnahmslos kleiner sind als für die Palisadenzellen.

Nach dieser Feststellung gilt es nun die Frage zu diskutieren, welches der drei von Bachmann in Betracht gezogenen Diffusionsgefälle für den Wasseraustritt bei der Plasmolyse am ehesten in Betracht kommt. Es lassen sich viele Gründe dafür geltend machen, daß für den Diffusionsweg nur die Dicke des Plasmabelages in Betracht kommt, daß also der Fall 3 von Bachmann verwirklicht ist. In erster Linie sollte die Wasserdiffusionskonstante nicht größer ausfallen (wie unser Wert 2,05

Tabelle 5. Wasserdiffusionskonstanten k der Versuche 47 und 48 von HOFMEISTER.

	Fall 1	Fall 2	Fall 3
	k	$k \cdot n$	$k \cdot \frac{b}{d}$
Epithemzellen	0,603	0,495	0,615
	0,632	0,505	0,365
Mesophyllzellen	0,792	0,69	0,57
	1,520	1,30	1,18
	0,938	0,82	0,70

in Tabelle 4) als die möglichen Diffusionskonstanten (0,2 bis 1,0); denn dies würde ja besagen, daß eine beschleunigte Diffusion stattfinde, was nicht anzunehmen ist. Eher sollte man kleinere Werte erwarten, woraus dann zu schließen wäre, daß sich im Plasmaschlauch ein zusätzlicher Diffusionswiderstand geltend macht. Ferner hat BACHMANN nach den Versuchen von DE HAAN (1933) für die Deplasmolyse von Allium-Zellen festgestellt, daß nur bei Annahme des kurzen Diffusionsweges durch das Plasma eine von der Deplasmolysezeit unabhängige Konstante erhalten wird; bei der Wahl größerer Diffusionswege zeigen die „Konstanten" in Funktion der Zeit einen deutlichen Gang.

Wenn das Diffusionsgefälle sich nur über die Dicke des Plasmabelages erstreckt, so muß in der Vakuole durch unbekannte Mischvorgänge überall die gleiche Konzentration herrschen. Dies ist wahrscheinlich, da man bei Vitalfärbungen der Vakuole nie ein Konzentrationsgefälle des Farbstoffes im Zellsaftraume wahrnehmen kann; die Vakuole erscheint vielmehr von Anfang an gleichmäßig durchgefärbt. Ferner läßt sich für die Gipskriställchen führenden Endvakuolen der *Closterium*-Zellen nachweisen, daß der Zellsaft von der Vakuolenwandung aus durch zentripetal gerichtete Strömchen aufgewirbelt wird (FREY 1926).

Um die Wasserpermeabilitätskonstante für den Diffusionsweg durch das Plasma berechnen zu können, muß die Dicke d des Plasmabelages bekannt sein. Solche Messungen sind in vivo wegen des sehr durchsichtigen Cytoplasmas der Epithemzellen nicht möglich. Es wurden daher Blätter nach CARNOY fixiert, worauf die Ermittlung der Mächtigkeit des Plasmabelages auf mit Pyronin gefärbten Paraffinschnitten erfolgte. Sie schwankt für die Epithemzellen von 1,6 μ bis 6,6 μ; die Zellbreite b variiert mit 9,6 μ bis 12,8 μ weniger. Nach entsprechenden Messungen an den Palisadenzellen fanden wir als Mittelwerte von je 20 Zellen:

Epithemzellen: $d = 4{,}1 \pm 0{,}4\,\mu$; $b = 11{,}2 \pm 1{,}0\,\mu$

Palisadenzellen: $d = 6{,}4 \pm 0{,}5\,\mu$ b $35{,}2 \pm 2{,}1\,\mu$

Eigentlich sollte nicht die Dicke d der normalen Cytoplasmaschicht, sondern die Dicke beim Plasmolyse-Gleichgewicht eingesetzt werden, da jene Größe in die Formel von Bachmann eingeht. Doch konnten jene Werte nicht einwandfrei gemessen werden. Mit Hilfe obiger Größen und der Werte unter Fall 3 der Tabellen 3 und 4 können nun die Wasserdiffusionskonstanten berechnet werden:

Epithemzellen: $\frac{k \cdot b}{d} = 0{,}44 \pm 0{,}07$ Palisadenzellen: $\frac{k \cdot b}{d} = 1{,}12 \pm 0{,}06$

$k = 0{,}161 \pm 0{,}032$*) $k = 0{,}203 \pm 0{,}023$*)

Unter Berücksichtigung der mittleren Fehler ist somit die Wasserpermeabilität von Epithem- und Palisadenzellen gleich!

Die gleichen Versuche führen somit, nach Hofmeister ausgewertet, für die Epithemzellen zu einer erhöhten Wasserpermeabilität, verglichen mit den Palisadenzellen, während die Berechnung nach Bachmann für beide Zellarten die gleiche Wasserpermeabilität ergibt! Es fragt sich nun, welche Größe für die Charakterisierung der Wasserpermeabilität mehr Vertrauen verdient: die Eintrittskonstante Höflers oder die Wasserdiffusionskonstante k von Bachmann.

d) Kritik der Eintrittskonstanten.

In der Grundgleichung von Höfler ist die Volumveränderung des schrumpfenden Protoplasten proportional der Zellgröße, denn der Plasmolysegrad g ist definiert als das Verhältnis des variablen Volumens v zum konstanten Zellvolumen v_0. Die Änderung des Plasmolysegrades dg ist somit gleich dv/v_0, und man kann die Gleichung (2) schreiben:

$$\frac{dv}{dt} = E \cdot v_0 \cdot \Delta c. \qquad (3)$$

Die Volumveränderung dv des Protoplasten ist also nicht nur von der Konzentrationsdifferenz Δc abhängig, sondern außerdem noch der Zellgröße proportional. Die Eintrittskonstante E charakterisiert die Plasmolysegeschwindigkeit deshalb nur eindeutig, solange v_0 konstant bleibt, d. h. solange man gleich große Zellen miteinander vergleicht. Tritt jedoch v_0 als variabler Parameter auf, so wird bei konstant gehaltenem dv und Δc die Eintrittskonstante E mit steigender Zellgröße v_0 kleiner!

---

* Da nicht nur die Mittel aus Tabelle 3 und 4 (Fall 3), sondern auch die Mittel von b und d mit Fehlern belastet sind, wurde der mittlere Fehler m von k nach der Gaussschen Formel für Fehlerfortpflanzung berechnet:

$$m_{f(x_1, x_2, x_3)} = \sqrt{\left(\frac{\partial f}{\partial x_1}\right)^2 \cdot m_1^2 + \left(\frac{\partial f}{\partial x_2}\right)^2 \cdot m_2^2 + \left(\frac{\partial f}{\partial x_3}\right)^2 \cdot m_3^2}$$

Da nun die Epithemzellen verglichen mit den Palisadenzellen durchwegs viel kleiner sind (s. Abb. 1 und 2), muß bei der Berechnung der Eintrittskonstanten eine zu große Wasserpermeabilität vorgetäuscht werden! Die Epithemzellen plasmolysieren nicht schneller, weil sie eine größere Wasserdurchlässigkeit besitzen, sondern weil ihr Volumen soviel kleiner ist. Derselbe Wasserverlust dv, der bei den Epithemzellen bereits eine sichtbare Plasmolyse erzeugt, ist für die großen Palisadenzellen mit ungefähr dem achtfachen Volumen so unbedeutend, daß die Grenzplasmolyse noch nicht in Erscheinung tritt. Man darf deshalb die Eintrittskonstante von HÖFLER nur zum Vergleiche gleich großer Zellen verwenden.

e) Berechnung der Wasserpermeabilität nach HUBER und HÖFLER.

HUBER und HÖFLER sind sich der Unzulänglichkeit der Eintrittskonstanten bewußt, denn für Vergleichszwecke zwischen verschiedenen Zellarten berücksichtigen sie die Zelloberfläche. Sie nehmen an, daß das Wasser bei zylindrischen Zellen vorwiegend durch die beiden Menisken in die Plasmolysevorräume austrete. Für Plasmolysen in Gewebeschnitten kann man sich dieser Auffassung anschließen, denn wenn auch das Plasmolytikum in den submikroskopischen Kapillaren der Zellwände den Protoplasten rings umspült, so muß sich doch der Konzentrationsausgleich gegen die vom Plasmolytikum gefüllten Vorräume und von dort zu den Interzellularen leichter abspielen, als in den submikroskopischen Intermicellarräumen der Längswände.

Unter dieser Voraussetzung besteht nach HUBER und HÖFLER (1930, S. 482) zwischen der Eintrittskonstanten E und der auf die Zelloberfläche bezogenen Wasserpermeabilität W die Beziehung

$$W = E \cdot h/4,$$

wobei h wie bei der Berechnung des Plasmolysegrades die Zellänge bedeutet. Für unser Versuchsobjekt ergibt sich:

Epithemzellen: $h = 34{,}0 \pm 2{,}5\,\mu$

$W = 8{,}2 \pm 1{,}3\,\mu \cdot \text{Mol}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$*)

Palisadenzellen: $h = 86{,}5 \pm 4{,}2\,\mu$

$W = 11{,}2 \pm 2{,}0\,\mu \cdot \text{Mol}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$*)

Auch nach dieser Methode besteht also Übereinstimmung der Wasserpermeabilität von Epithem- und Palisadenzellen.

HOFMEISTER geht kurz auf die Bezugsmöglichkeit auf Zelloberflächen ein; er sagt, auf diese Weise würde die Wasserpermeabilität des Plasmas gewonnen, während die Eintrittskonstante ein Maß für

*) vgl. Anmerkung auf S. 204.

die Wasserpermeabilität der Protoplaste sei. Um für die Wasserpermeabilität des Epithemplasmas trotz der größeren Oberflächenentwicklung einen größeren Wert als für die Palisadenzellen zu finden, setzt Hofmeister bei der Umrechnung für E anstelle des von ihm gefundenen Mittelwertes 1,43 ein willkürliches Mittel von drei festgestellten Maximalwerten 3,42 ein. Auf diese Weise wird die Plasma-Wasserpermeabilität des Epithems gegenüber dem Mittel verdoppelt und erscheint dann künstlich etwas mehr als zweimal so groß wie bei den Palisadenzellen, während in Wirklichkeit beide Werte gleich sind.

3. Die Dimension der verschiedenen Permeabilitätskonstanten.

Da sich Hofmeister bewußt war, daß die Eintrittskonstante oberflächenabhängig ist, hätte er sie nicht zum Vergleiche von so verschieden großen Zellen wie Epithem- und Palisadenzellen verwenden sollen. Der besondere Charakter der Eintrittskonstanten und ihr Unterschied gegenüber anderen Permeabilitätskonstanten gehen am besten aus ihrer Dimension hervor. Es sollen daher in Tabelle 6 die physikalischen Dimensionen der von verschiedenen Autoren in Vorschlag gebrachten Permeabilitätskonstanten zusammengestellt werden, damit die wahre Bedeutung der verschiedenen Größen bei künftigen Permeabilitätsmessungen sofort abgelesen werden kann.

a) Diffusionskonstanten. Zum Beginn gehen wir am besten vom Fickschen Diffusionsgesetze aus. Es sagt aus, daß die Menge dm, die in der Zeit dt durch den Querschnitt q diffundiert, proportional dem Konzentrationsgefälle $\Delta c/\Delta s$ sei, wobei die Strecke Δs den Diffusionsweg und Δc den Konzentrationsunterschied zwischen den beiden Wegenden bedeuten:

$$\frac{dm}{dt} = D \cdot q \cdot \frac{\Delta c}{\Delta s} \qquad (4)$$

Es sei ein lineares Konzentrationsgefälle vorausgesetzt, da es sonst nicht als Differenzenquotient geschrieben werden könnte, sondern als Differentialquotient dc/ds eingesetzt werden müßte. Der Proportionalitätskoeffizient D ist die Diffusionskonstante. Sie ist abhängig von den Widerständen, denen die Teilchenbewegung in einem Medium begegnet. Setzt man die diffundierte Menge dm als Masse in gr ein, die Zeit dt in Tagen, den Diffusionsquerschnitt q in cm^2, die Konzentration c in gr/cm^3 und den Weg s in cm, so erhält man für D die Dimension cm^2/Tag; sie besitzt also die Bedeutung einer Geschwindigkeit cm/Zeit mal cm.

Da bei den plasmometrischen Messungen nicht die Masse der verschobenen Menge, sondern ihr Volumen ermittelt wird, kann man

in der Cytologie das Diffusionsgesetz nur anwenden, wenn man die diffundierte Masse durch ihr Volumen ersetzt. Dies darf bei Untersuchungen über die Wasserpermeabilität unbedenklich geschehen, da für Wasser definitionsgemäß die Masse numerisch gleich dem Volumen ist. Für andere diffundierte Stoffe müßte dagegen die Dichte, die die Beziehung zwischen Masse und Volumen angibt, berücksichtigt werden. Da für Wasser die Dichte gleich eins ist, ändert sich die Konstante numerisch nicht, wenn man statt Masse Volumen in die Gleichung einsetzt. Aber sie erhält, wie BACHMANN zeigt, eine ganz andere Dimension. Setzt man nämlich in der Diffusionsgleichung die Menge dm als Volumen in cm^3 ein, so wird die Dimension der Konstanten $\frac{cm^2}{Tag} \cdot \frac{1}{Mol}$ wobei die Konzentration in gebräuchlicher Art nicht als gr/cm^3 sondern als Mol verwendet ist. Das Symbol Mol besitzt somit die Dimension gr/cm^3 (s. Tab. 6) Die Wasserdiffusionskonstante von BACHMANN besitzt hiernach die Dimension der Diffusionskonstanten mal Mol^{-1}.

In der Cytologie ist es bei osmotischen Untersuchungen allgemein üblich, Konzentrationen nach der VAN 'T HOFFschen Beziehung in Drucke umzurechnen (1 Mol = 22,4 Atm). Dabei wird freilich, wie unter b) gezeigt werden soll, gewöhnlich vergessen, daß eine Konzentration nur in einem Osmometer mit Wasser als Außenflüssigkeit die entsprechenden Drucke zu entwickeln vermag, während ohne die Erfüllung dieser Voraussetzung zwischen Lösungen verschiedener Konzentration keinerlei Druckunterschiede nachzuweisen sind. Gleichwohl wird es oft als anschaulich empfunden, anstelle von Konzentrationsunterschieden die entsprechenden Druckunterschiede anzugeben, trotzdem diese keiner Realität entsprechen. Man könnte daher bei der Diffusion anstatt des Konzentrationsgefälles ein imaginäres Druckgefälle als das treibende Potential auffassen. Die dabei auftretende Konstante würde auf diese Weise eine völlig andere Dimension erhalten; da einem Drucke die Dimension $gr \cdot cm^{-1} \cdot sec^{-2}$ zukommt, müßte sie nämlich einer Zeit $\times Mol^{-1}$ entsprechen, wenn man die Menge als Volumen einsetzt. Obschon solche Überlegungen physikalisch keinen Sinn haben, sind sie hier angestellt worden, um einen Vergleich mit der Dimension der unter b) besprochenen Filtrationskonstanten zu ermöglichen.

Ferner sollten sie zeigen, daß es physikalisch ganz etwas anderes ist, ob man die permeierende Menge als Masse (gr) oder als Volumen (cm^3) und das Potential als Konzentrationsunterschied (gr/cm^3) oder als Druckunterschied ($gr \cdot cm^{-1} \cdot sec^{-2}$) auffaßt. Da in der Permeabilitätslehre gerne solche Transformationen vorgenommen werden, seien in

Tab. 6 die Dimensionen der wichtigsten Größen, die in Betracht kommen, zusammengestellt.

Tabelle 6. Dimensionen der in der Permeabilitätslehre verwendeten physikalischen Größen.

Menge als Masse	$m = gr$
Menge als Volumen...	$v = cm^3$
Konzentration	$c = Mol = \frac{Grammol}{Liter} = \frac{gr}{cm^3}$
Druck.....	$p = \frac{Kraft}{cm^2} = \frac{gr \cdot cm}{cm^2 \cdot sec^2} = \frac{gr}{cm \cdot sec^2}$
Konzentration gefälle	$\frac{\Delta c}{\Delta s} = \frac{gr}{cm^4}$
Druckgefälle	$\frac{\Delta p}{\Delta s} = \frac{gr}{cm^2 \cdot sec^2}$

Tabelle 7 enthält neben den üblichen Dimensionen der verschiedenen Konstanten noch die Dimensionen im C. G. S.-System, die einen gegenseitigen Vergleich ermöglichen.

b) Filter-Wasserdurchlässigkeits-Konstanten. Die Wasserpermeabilität wird gewöhnlich nicht als Konstante einer Diffusionserscheinung, sondern als Filterkonstante angegeben; dies erhellt aus ihrer Dimension $\frac{\mu''}{\mu^2} \cdot Atm^{-1} \cdot min^{-1}$ bei Huber und Höfler, Resühr (1935), Levitt und Mitarbeiter (1936) und Palva (1939). Sie gibt also an, welches Wasservolumen bei 1 Atm. Druckunterschied in einer Sekunde durch die Querschnittseinheit fließt. Trotzdem alle diese Autoren nicht mit Druck-, sondern mit Konzentrationsunterschieden gearbeitet haben, definieren sie die Wasserdurchlässigkeit als Druckfiltration. Die Ursache hiervon ist physikalischer Art. Wie wir gesehen haben, ist für die Anwendung des Diffusionsgesetzes die Kenntnis des Diffusionsweges Δs notwendig; aber die Größe dieses Weges ist meist unbekannt, so daß wir statt des Konzentrationsgefälles nur den Konzentrationsunterschied Δc kennen. Die Filtration ist nun eine Erscheinung, bei der der Filterweg außer acht gelassen wird. Die Filterdicke geht nämlich als Filtereigenschaft in die Filterkonstante ein, die somit erlaubt, die Wasserdurchlässigkeit verschiedener Filter miteinander zu vergleichen. Es liegt daher nahe, die Konzentrationen in Drucke umzurechnen; der Weg, den das Wasser bei der Permeation zurücklegt, braucht dann nicht bekannt zu sein. Die Filterkonstanten, die auf diese Weise erhalten werden, beziehen sich auf die Oberflächeneinheit der untersuchten Zellen, weshalb sie von Huber und Höfler mit ω bezeichnet werden.

Tabelle 7.

	Autor	Grundgleichung	Konstanten	Gebräuchliche Dimension	C. G. S. Dimension, bei Einsetzung von		
					Masse u. Δc	Volumen u. Δc	Volumen u. Δp
a) Diffusion	Gesetz von FICK	$\frac{dm}{dt} = D \cdot q \cdot \frac{\Delta c}{\Delta s}$	Diffusionskonstante D	$cm^2 \cdot Tag^{-1}$	$\frac{cm^2}{sec}$		
		$\frac{dv}{dt} = k \cdot q \cdot \frac{\Delta c}{\Delta s}$	Wasserdiffusionskonstante k	$cm^2 \cdot Mol^{-1} \cdot Tag^{-1}$		$\frac{cm^5}{gr \cdot sec}$	
b) Filtration	HÖFLER u. HUBER (1930) RESÜHR (1935) PALVA (1939)	$\frac{dv}{dt} = \omega \cdot q \cdot \Delta p$	Filterkonstante ω	$\mu \cdot Atm^{-1} \cdot min^{-1}$			$\frac{cm^2 \cdot sec}{gr}$
Durchlässigkeit	diese Arbeit	$\frac{dv}{dt} = W \cdot q \cdot \Delta c$	Wasserpermeabilitätskonstante W	$\mu \cdot Mol^{-1} \cdot min^{-1}$		$\frac{cm^4}{gr \cdot sec}$	
c) Permeation	COLLANDER und BÄRLUND (1933)	$\frac{dc}{dt} = P \cdot \Delta c$	Permeationskonstante P	min^{-1}	$\frac{1}{sec}$		
Plasmolysegeschwindigkeit	HÖFLER (1930)	$\frac{dg}{dt} = E \cdot \Delta c$	Eintrittskonstante E	$Mol^{-1} \cdot min^{-1}$		$\frac{cm^3}{gr \cdot sec}$	
d) Strömung	Gesetz von POISEUILLE	$\frac{dv}{dt} = \frac{8\pi}{\eta} \cdot r^4 \cdot \frac{\Delta p}{\Delta s}$	Viskositätskonstante η	$gr \cdot cm^{-1} \cdot sec^{-1}$			$\frac{gr}{cm \cdot sec}$

Daß der in der Definitionsgleichung von ω vorkommende Druck eine fiktive Größe ist, geht am besten daraus hervor, daß beim Wassereintritt in ein Osmometer die Wasserbewegung vom Konzentrationsunterschied diktiert wird. Erst durch den Wassereintritt wird dann der osmotische Druck entwickelt, der eine Wasserfiltration in umgekehrter Richtung anstrebt; und das osmotische Gleichgewicht tritt bekanntlich erst ein, wenn die von Δc bedingte Einströmung von Wasser der von Δp verursachten Ausströmung gleich geworden ist. Nur falls wir jetzt noch einen zusätzlichen Druck anwenden, erfolgt eine Druckfiltration, wie sie von der Wasserpermeabilitätstheorie, die mit Druckunterschieden arbeitet, gefordert wird. Man sollte die Wasserpermeabilitätskonstante W daher durch Konzentrations-, statt durch Druckunterschiede definieren. Ihre Anschaulichkeit würde dadurch nichts einbüßen, im Gegenteil, denn anstelle von Filtrationsgeschwindigkeit pro Atmosphäre Druck (der nicht existiert) würde die Dimension Geschwindigkeit pro Mol ($cm^4 \cdot gr^{-1} \cdot sec^{-1}$) treten. Sowenig es physikalisch richtig ist, die osmotische Zustandgröße der Saugspannung als Kraft zu bezeichnen, sowenig dürfte es angezeigt sein, Größen, die durch Konzentrationsunterschiede bedingt sind, durch nichtexistierende Drucke zu definieren.

Aus den C. G. S.-Dimensionen der Filtrationskonstanten in Tab. 7 ist ersichtlich, daß sich die Dimension der Wasserpermeabilitätskonstanten W durch den Faktor cm^{-1} von der Wasserdiffusionskonstanten unterscheidet. Dies rührt davon her, daß in der Definitionsgleichung anstelle eines Gefälles ($\Delta c/\Delta s$) nur ein Unterschied (Δd) auftritt.

c) Permeations- und Plasmolysegeschwindigkeitskonstanten. Für die Gewinnung ihrer Permeationskonstanten P leiten Collander und Bärlund (1933) aus der Diffusionsgleichung folgende Beziehung ab:

$$\frac{dc}{dt} = P \cdot \Delta c \qquad (5)$$

Das heißt, die Konzentrationsänderung dc in der Vakuole einer Zelle, in die ein Stoff von außen eindringt, ist proportional dem Unterschiede der betreffenden Partialkonzentrationen außerhalb und innerhalb der Zelle. Da die Beziehung gilt:

$$dc = dm/v_0$$

kann man die Gleichung auch schreiben:

$$\frac{dm}{dt} = P \cdot v_0 \cdot \Delta c \qquad (6)$$

Durch Vergleich mit der Diffusionsgleichung ersieht man, daß

$$P \cdot v_0 = D \cdot \frac{q}{\Delta s} \text{ oder } P \cdot cm^3 = D \cdot cm,$$

d. h. die Dimension von P unterscheidet sich um cm^{-2} von D. Die finnischen Autoren betonen daher, daß die während der Permeation unveränderliche Oberfläche der Zelle in die Permeationskonstante P eingegangen sei. Sie hüten sich deshalb, die Permeationskonstanten verschieden großer Zelltypen miteinander zu vergleichen; denn sie benützen sie ausschließlich, um das Eindringen verschiedenartiger Stoffe in gleichartige Zellen relativ beurteilen zu können. Die diffundierenden Stoffmengen werden analytisch ermittelt, d. h. also als Masse (gr) bestimmt. Die Permeationskonstante P besitzt daher die Dimension einer reziproken Zeit (s. Tab. 7).

Die Eintrittskonstante von Höfler ist, wie Tabelle 7 zeigt, ebenfalls mit der Zelloberfläche belastet, da sich ihre Dimension $cm^3 \cdot gr^{-1} \cdot sec^{-1}$ gegenüber der Wasserdiffusionskonstanten von Bachmann um den Faktor cm^{-2} unterscheidet. Dieser Faktor kommt folgendermaßen zustande: Da der Plasmolysegrad g als Verhältniszahl dimensionslos ist und infolgedessen der Differentialquotient dg/dt als Veränderung einer reinen Zahl in Funktion der Zeit keinen physikalischen Sinn hat, wollen wir von der Grundgleichung (3) ausgehen. Vergleicht man jene mit der von Bachmann verwendeten Diffusionsgleichung $dv/dt = k \cdot q \cdot \Delta c/\Delta s$, so besteht die Beziehung

$$E \cdot v_0 = k \cdot \frac{q}{\Delta s} \cdot \text{ oder } E \cdot cm^3 = k \cdot cm$$

d. h. die Eintrittskonstante E unterscheidet sich wie die Permeationskonstante P von der aus dem Diffusionsgesetze abgeleiteten Konstanten um den Faktor cm^{-2}.

Huber & Höfler sind sich bewußt, daß die Zelloberfläche in die Eintrittskonstante eingegangen ist, denn bei der Umrechnung auf Filterkonstanten ω führen sie ja die Zelloberfläche ein. Aber da sie nicht ausdrücklich davor warnen, die Eintrittskonstanten von Zellen mit verschieden großer Oberfläche miteinander zu vergleichen, hat sie Hofmeister unbedenklich zum Vergleich von Gewebeelementen mit sehr ungleich großer Zelloberfläche angewendet.

d) Kapillare Strömung. Da Huber & Höfler versucht haben, mit Hilfe der von ihnen erhaltenen Filterkonstanten das Gesetz von Poiseuille zur Berechnung der Interstitienweite von Plasmaporen anzuwenden, soll noch kurz auf die Dimension der in jener Grundgleichung auftretenden Viskositätskonstanten η hingewiesen werden.

Die Größe $8\,\pi/\eta$ entspricht dem Flüssigkeitsvolumen, das beim Kapillarenradius $r = 1$ und dem Druckgefälle $\Delta p/\Delta s = 1$ in der Zeiteinheit durch die Kapillare fließt. Die Dimension der Viskosität ist daher $gr \cdot cm^{-1} \cdot sec^{-1}$.

e) Vergleichende Betrachtung. Die Grundgleichungen der Tabelle 7 zeigen alle einen analogen Aufbau, indem eine zeitliche Änderung einer Menge, ausgedrückt als Masse dm oder Volumen dv (oder umgerechnet als Konzentration dc oder als Plasmolysegrad dg), einem Gefälle (Konzentrationsgefälle bei der Diffusion; Druckgefälle bei der Strömung) oder einem Unterschied (Druckunterschied bei der Filtration; Konzentrationsunterschied bei der Permeation) proportional ist. Fast alle dabei auftretenden Proportionalitätskonstanten sind als Maß für die Wasserpermeabilität verwendet worden. Die Mannigfaltigkeit der Permeabilitätskonstanten rührt somit davon her, daß die einen Autoren die verschobene Menge als Masse einsetzen (Collander und Bärlund), die meisten anderen dagegen als Volumen (z. B. Höfler, Bachmann usw.). Ferner rechnen die einen mit den angewendeten Konzentrationsdifferenzen Δc (Bärlund, de Haan), während diese von anderen in fiktive Druckdifferenzen Δp umgerechnet werden (Huber und Höfler, Palva usw.). Die in der Permeabilitätsliteratur vorhandenen Kennzahlen für die Wasserpermeabilität haben daher vier ganz verschiedene Dimensionen:

$cm^2 \cdot Mol^{-1} \cdot Tag^{-1}$	nach Bachmann
$\mu \cdot Atm^{-1} \cdot min^{-1}$	nach Huber und Höfler, Resühr, Palva u. a.
min^{-1}	nach Collander und Bärlund
$cm^3 \cdot Mol^{-1} \cdot min^{-1}$	nach Hofmeister

Bei den in Tabelle 7 unter a) zusammengefaßten Vorgängen wird die Zelloberfläche und der Wanderweg (Diffusionsgefälle) berücksichtigt; unter b) wird die Wegstrecke Δs vernachlässigt (Ersetzung des Gefälles durch einen bloßen Unterschied), so daß sich die Dimension der Konstanten um den Faktor cm^{-1} verändert; und unter c) kommt schließlich auch die Zelloberfläche als Variable in Wegfall, so daß sich die Dimension der Konstanten gegenüber der Diffusionskonstanten um cm^{-2} unterscheidet, was zur Folge hat, daß die „Konstanten" nur von oberflächengleichen Zellen miteinander vergleichbar sind.

Da die Diffusionsstrecke Δs nicht meßbar ist, sondern nur geschätzt werden kann, glauben wir kaum, daß der Wasserdiffusionskoeffizient k von Bachmann für vergleichende Betrachtungen der Wasserpermeabilität geeignet ist; denn man kann jene „Konstante" durch willkürliche Wahl des Diffusionsweges Δs zwischen Null und $^1/_2 b$ be-

liebig variieren. Dagegen ist die Oberfläche der Protoplasten eine gegebene Größe, und wir schlagen deshalb vor, für die Charakterisierung der Wasserpermeabilität W eine Konstante zu wählen, die nur die Zelloberfläche berücksichtigt. Zur Definition dieser Konstanten sollte jedoch als Potential nicht der Druckunterschied Δp, sondern der experimentell angewendete Konzentrationsunterschied Δc verwendet werden. Denn abgesehen davon, daß bei der Umrechnung von Molen in Atmosphären die verschiedensten Umrechnungsfaktoren angewendet werden müssen (22,4 für ideale Lösungen; 26,4 für 0,1 bis 0,3 mol Zuckerlösungen; 34,6 für 1 mol Zuckerlösungen; ca. 40—45 für Salzlösungen; s. Tab. 8), verleitet die Einführung von Atmosphären zu einem Vergleich mit der Druckfiltration (Huber und Höfler). Da die errechneten Drucke in offenen Lösungen und plasmolysierten Zellen jedoch nicht vorhanden sind, ist eine solche Betrachtungsweise nicht zulässig.

Aus dem gleichen Grunde, wie man in der Permeabilitätslehre Konzentrationen in Drucke umrechnet, könnte man umgekehrt beim Gesetze von Poiseuille anstelle des Druckgefälles ein Konzentrationsgefälle einsetzen! Wenn man das machen würde, müßte man mit Erstaunen feststellen, daß die Dimension der Viskosität in Abhängigkeit von Konzentrationsunterschieden gleich der reziproken Dimension der Wasserpermeabilitätskonstanten W wäre. Es fällt jedoch niemandem ein, derartige Umrechnungen vorzunehmen, da sie dem Wesen der Strömung nicht entsprechen und daher unzulässig sind. Wieso soll es dann in umgekehrtem Sinne erlaubt sein, zur Definition von durch Konzentrationsunterschiede bedingten Diffusionsvorgängen nichtvorhandene Drucke zu verwenden?

Am einwandfreisten wird daher die Wasserpermeabilität durch folgende Grundgleichung definiert:

$$\frac{dv}{dt} = W \cdot q \cdot \Delta c \qquad (6)$$

wobei W die Wasserpermeabilitätskonstante bedeutet. Diese Beziehung ist bereits von Huber und Höfler (1930, S. 484) angewendet worden, aber die auf Konzentrationsunterschiede bezogene Konstante erscheint bei ihnen nur als Zwischenglied für die Ausrechnung der „anschaulichen" Filterkonstanten, die dann in die Literatur übergegangen ist. Sie bezeichnen sowohl die Wasserpermeabilitätskonstante als auch die Filterkonstante mit dem Symbole ω, trotzdem den beiden, wie aus Tab. 7 hervorgeht, ganz verschiedene Dimensionen zukommen. Wir haben daher

für die durch Konzentrationsunterschiede definierte Wasserpermeabilitätskonstante das Symbol W verwendet.

In Tabelle 8 sind einige solche Wasserpermeabilitätskonstanten im Vergleich zu denen der Epithem- und Palisadenzellen im Blatte von *Saxifraga lingulata* zusammengestellt. Sie mußten z. T. aus den in der Literatur angegebenen Filterkonstanten zurückgerechnet werden. Man erkennt, daß die bei *Saxifraga* gefundenen Werte mit der Größenordnung der Wasserpermeabilitätskonstanten W von Zellen anderer Pflanzen übereinstimmen.

Tabelle 8. Wasserpermeabilität.

	Wasserpermeabilitätskonstanten W in $\mu \cdot min^{-1} \cdot Mol^{-1}$	Umrechnungsfaktor Mol in Atm	Filterkonstanten ω in $\mu \cdot min^{-1} \cdot Atm.^{-1}$
Epithemzellen von *Saxifraga lingulata* (diese Arbeit)	18	34,6	—
Palisadenzellen von *Saxifraga lingulata* (diese Arbeit)	11	34,6	—
Gymnoplasten von *Allium cepa* (Levitt, Scarth u. Gibbs 1936)	15	45	0,33
Zellen der Wasserblätter von *Salvinia* (Huber u. Höfler 1930	22	40	0,55
Characeen-Zellen von *Tolypellopsis stelligera* (Palva 1939)	29	26,4	1,08

4. Zusammenfassung.

1. Es wird versucht, die Wasserpermeabilität der Epithemzellen in den Hydathoden von *Saxifraga lingulata* auf verschiedenen Wegen der Berechnung aus plasmometrischen Beobachtungen zu ermitteln. Die Plasmolyse-Eintrittskonstante E nach Höfler ist für die Epithemzellen zwei- bis mehrfach größer als für die benachbarten Palisadenzellen des Mesophylls. Die Wasserdiffusionskonstante nach Bachmann und die Filterkonstante ω nach Huber und Höfler sind jedoch für beide Zellarten gleich. Es wird nachgewiesen, daß sich die Eintrittskonstante für den Vergleich verschieden großer Zellen nicht eignet, da sie oberflächenabhängig ist. Unter übrigens gleichen Bedingungen muß sie für kleine Zellen wie die Epithemzellen größer ausfallen als für große Zellen wie die Palisadenzellen. Die Epithemzellen besitzen daher entgegen der Auffassung von Hofmeister keine erhöhte Wasserpermeabilität.

2. In der Literatur sind drei verschiedene Maße für die Charakterisierung der Wasserpermeabilität vorgeschlagen worden, deren Kon-

stanten hinsichtlich ihrer physikalischen Dimension ausführlich besprochen und in Tabelle 7 zusammengestellt werden:

a) Die Wasserdiffusionskonstante k von BACHMANN. Sie ist von der Größe der Zelloberfläche unabhängig und verlangt zu ihrer Ermittlung die genaue Kenntnis der Länge des Diffusionsweges, den das Wasser zurücklegt. Diese Größe ist nicht meßbar, doch kommt man zu vernünftigen Werten, wenn man als Diffusionsweg die Dicke des Plasmabelages in der Zelle wählt.

b) Die Filterkonstante ω von HUBER und HÖFLER, die unter anderer Bezeichnung auch von anderen Autoren (RESÜHR, LEVITT und Mitarb., PALVA) verwendet worden ist. Sie ist ebenfalls unabhängig von der Größe der Zelloberfläche, läßt dagegen die unbekannte Länge des Wanderweges vom Wasser aus dem Spiele. Sie basiert auf der physikalisch unrichtigen Vorstellung, daß Konzentrationsunterschiede wie Druckunterschiede wirken. Es wird daher vorgeschlagen, für die Definition der Wasserpermeabilitätskonstanten ω anstelle fiktiver Drucke lieber die experimentell angewendeten Konzentrationsunterschiede zu verwenden. Die nach unserer Meinung unzulässige Vergleichsmöglichkeit mit der Druckfiltration durch Ultrafilter fällt dann dahin.

c) Die Permeationskonstante P von COLLANDER und d) Die Eintrittskonstante von HÖFLER. Beide sind eine Funktion der Zelloberfläche und können daher nur zur Gegenüberstellung oberflächengleicher Zellen verwendet werden.

Literaturverzeichnis.

BÄRLUND, H., Permeabilitätsstudien an Epidermiszellen von Rhoeo discolor. Acta bot. fennica **5**, 7 (1929). — BACHMANN, FR., Zur Analyse von Permeabilitätsmessungen I. Wasserpermeabilität. Planta (Berlin) **30**, 224 (1939). — COLLANDER u. BÄRLUND, Permeabilitätsstudien an Chara ceratophylla. Acta bot. fennica **11**, 5 (1933). — ENGLER, A., Monographie der Saxifragaceen. Breslau 1872. — FREY, A., Etude sur les vacuoles à cristaux des Clostères. Rev. générale de Bot. **38**, 273 (1926). — HAAN, IZ., de, Ionenwirkung und Wasserpermeabilität. Protoplasma **24**, 186 (1935). — HÖFLER, K., Eintritts- und Rückgangsgeschwindigkeit der Plasmolyse. J. wiss. Bot. **73**, 300 (1930). — HOFMEISTER, L., Die Wasserpermeabilität der Zellen des Drüsenepithems von Saxifraga, Protoplasma **33**, 399 (1939). — HUBER, B., Das Siebröhrensystem unserer Bäume und seine jahreszeitlichen Veränderungen. J. wiss. Bot. **88**, 176 (1939). — Ders. u. HÖFLER, Die Wasserpermeabilität des Protoplasmas. J. wiss. Bot. **73**, 351 (1930). — KURT, J., Über die Hydathoden der Saxifrageae, Beih. bot. Zentralbl. **46** (I) 203 (1930). — LEVITT, SCARTH u. GIBBS, Water permeability of isolated protoplasts in relation to volume change. Protoplasma **26**, 237 (1936). — PALVA, P., Die Wasserpermeabilität der Zellen von Tolypellopsis stelligera. Protoplasma **32**, 265 (1939). — RESÜHR, B., Hydratations- und Permeabilitätsstudien an unbefruchteten Fucus-Eiern, Protoplasma **24**, 531 (1935).

Kurze Mitteilungen über Oenothera.

VI. Über die 15-chromosomigen Mutanten dependens, incana, scintillans, glossa, tripus.

Von O. Renner.

Mit 6 Abbildungen im Text.

1. Die dependens-Mutanten.

Die trisomische Mutante, die bei allen *gaudens*- und *rubens*-Verbindungen weitaus am häufigsten beobachtet wird, ist die *dependens* von Her. Nilsson (*pallescens* von de Vries: vgl. R. 1940, S. 258 ff). Außer bei *O. Lamarckiana* und *O. (Lamarckiana × biennis) velutirubata* oder *fallax* ist sie gefunden in der Nachkommenschaft von

O. (biennis × Lamarckiana) albilaeta (Nr. 1702),
O. (suaveolens × biennis) flavirubata (R. 1940, S. 289),
O. (ammophila × biennis) rigirubata (Nr. 1706a),
O. (atrovirens × biennis) pictirubata (Nr. 1704—1706),
O. (biennis-Mü. × *nova* von Jüterbog) *rubiplana* (Nr. 1706b),
außerdem bei
O. rubricaulis=tingens · rubens (Nr. 1698 a u. b).

Charakteristisch für die *dependens*-Typen sind die etwas stumpfen (Abb. 1d), meist hohlen, nach unten geneigten, dünnen Blätter, die im Spätsommer vor denen anderer Formen sich zu röten und dann zu bräunen pflegen, sowie die ziemlich langen gerundeten Zähne der kurzen Früchte. Daß die Stengel dünner und weniger verzweigt und die Blüten kleiner sind als die der Normalformen, hat die Mutante mit anderen Trisomischen gemein. Auch in einer Verbindung wie *O.* [*(atrovirens × biennis) pictirubata × atrovirens*] *pictiflexa* ruft das überzählige Chromosom noch den unverkennbaren *dependens*-Habitus hervor. Die tris. *dependens* aus *O. rubricaulis* ist zudem in der Jugend auffallend blaß und bleibt hinter der Stammform weit zurück. Alle *dependens*-Formen, mit Ausnahme einer *Fl M p-velutirubata* (vgl. R. 1940, S. 286 ff.), spalten den Normaltypus ab.

Das überzählige Chromosom ist als 3·11 von *gaudens* bzw. *rubens* erkannt (R. 1940, S. 265 f.: 3·y; nach Catcheside, 1940, ist

in *gaudens* 3 mit 11 verbunden). Daß *depeendns* aus tris. *macilenta* leicht hervorgeht (neuer Fund Nr. 1713), ist gut zu verstehen, weil das überzählige Chromosom in der *macilenta* 2 · 3 ist, also am 3-Ende oft Störungen eintreten werden. Aber auch *Lamarckiana scintillans*, mit stärker abweichender Konstitution (vgl. unten), wirft *dependens* ab (Nr. 1721).

Eine *O. biennis dependens* habe ich bis jetzt nicht beobachtet, und der Befund, daß in der Kreuzung *O. biennis* × *velutiflava dependens* eine *albivelutina dependens* auftrat, wurde (R. 1940, S. 275) mit Vorbehalt dahin gedeutet, es sei hier ausnahmsweise ein 8-chromosomiges Pollenkorn aktiv geworden. Nachdem nun aber *dependens* bei *albilaeta* gefunden worden ist, ist sie auch in der Nachkommenschaft von *O. biennis* zu erwarten, und die fragliche 15-chromosomige *albivelutina* dürfte doch einem 8-chromosomigen Embryosack ihre Entstehung verdankt haben. — Unter den 15-chromosomigen Formen aus der Kreuzung *O. biennis hemigigas* × *biennis* hat DE VRIES (1925; Op. Coll. VII, S. 650, und Abb. 10 u. 11) auch die mut. *pallescens* = *dependens* gefunden. Ebenso sind mir in der Absaat aus einer spontanen *O. biennis hemigigas* zwei *dependens*-artige Individuen von *albipercurva* zu Gesicht gekommen (Nr. 1692).

Über die Häufigkeit der vier Embryosacktypen in der *O. Lamarckiana dependens* gibt die Kreuzung mit *O. suaveolens* als Vater Auskunft (Nr. 1710):

gaudens	velans + 3 · 11	velans	gaudens + 3 · 11
24	58	47	3
82		50	

Das überzählige Chromosom gliedert sich erwartungsgemäß öfter an *velans* als an *gaudens* an (Verh. 82 : 50), und bei beiden Verteilungsweisen ist *velans* dem *gaudens* in der Konkurrenz um die Embryosackbildung weit überlegen (vgl. die Erfahrungen mit einer ähnlichen Form bei R. 1940, S. 269).

2. O. biennis tris. incana.

Die durch blasse graulichgrüne, fast weißnervige Blätter, dünne, steil aufsteigende Äste, sehr lockere Infloreszenzen, kleine oft verkümmernde Blüten gekennzeichnete Mutante ist in der Nachkommenschaft der *O. biennis* von Nidden 1935 beobachtet worden (R. 1937, S. 207; dort als *albida* bezeichnet; weiter untersucht von HERZOG 1940, S. 405 ff., dort auch Bilder). Derselbe Typus fand sich in der Nachkommenschaft von *O. biennis*-München nach Bestäubung mit Pollen von *flaviflexa* als *Fl - albiflava incana* und in der von *O. biennis cruciata* nach Bestäubung mit Pollen von *M - albiflava* als *M - albiflava incana* (Nr. 1693, 1694).

Regelmäßig scheint die Mutante *incana* aus *O. biennis hemigigas* = *albicans* · [*albicans* + *rubens*] als häufigste der zu gewinnenden 15-chromosomigen Formen hervorzugehen (vgl. R. 1943, S. 17). Bei Bestäubung einer *O. biennis hemigigas* mit dem Pollen normaler *O. biennis* entstanden u. a. 3 typische *incana* (Nr. 1691). Aus den Samen einer spontanen *O. biennis hemigigas*, die in der Nähe von *O. ammophila* und *O. p-albipercurva* stand, erwuchsen mehrere nach Tracht und Farbe sehr ausgesprochene *incana*-Typen, nämlich *biennis*, *P-albipercurva* und *p-albipercurva* (Nr. 1692).

Auch de Vries erhielt aus der Kreuzung *O. biennis hemigigas* × *biennis* einen „*cana*"-Typus, der nach seiner Beschreibung wie nach den Bildern augenscheinlich mit unserer *incana* identisch ist (Op. Coll. VII, S. 649; dazu Tafelfig. 6 u. 7 nach S. 680). Warum die Form nicht *cana* heißen darf, ist bei Herzog (1940, S. 405) auseinandergesetzt. Bei *O. biennis* „*cana*" sind, wie de Vries (l. c. S. 649) hervorhebt, „die Nerven meist weiß". Nach diesem Charakter hat van Overeem (1921 u. 1922) eine in größerer Zahl aus *biennis hemigigas* × *biennis* gewonnene 15-chromosomige Mutante *albinervis* genannt, die sicher auch nichts anderes ist als unsere *incana* (vgl. dazu Herzog S. 395). Dieselbe Form mit weißlichgrünem Laub und weißen Nerven hat de Vries ohne Namen sogar 1915 schon beschrieben (Op. Coll. VII, S. 18).

Nachdem die Chromosomen von *albicans* und *rubens* durch Catcheside sämtlich beziffert worden sind, läßt das überzählige Chromosom der Mutante *incana* sich auf Grund der cytologischen Erfahrungen von G. Herzog ausmachen. Es stammt aus dem 6er-Ring der *O. biennis*, könnte also, weil es sicher nicht 1 · 2 ist, entweder 4 · 9 oder 8 · 14 sein. Weiter wissen wir, daß *albicans*, wenn ihm das aus *rubens* stammende *incana*-Chromosom angegliedert ist, mit *velans* und mit ^{h}*Hookeri* einen 9-gliedrigen Ring zu bilden vermag (Herzog S. 404, Fig. 22). Die Fähigkeit, diesen Ringschluß herbeizuführen, besitzt **4 · 9,** aber nicht 8 · 14. Der Ring hat folgende Zusammensetzung:

von albicans, + 4 · 9: ⟨4 · 9 10 · 12 11 · 13 14 · 2 1 · 4⟩,
von velans: ⟨9 · 10 12 · 11 13 · 14 2 · 1⟩

oder deutlicher: 9—9 · 10—10 · 12—12 · 11—11 · 13
|
4—4 · 1——1 · 2——2 · 14—14 · 13

de Vries hat die Mutante als mit der tris. *cana* der *O. Lamarckiana* wesensgleich angesehen. Es ergibt sich, daß die beiden Mutanten tatsächlich in ihrem überzähligen Chromosom das 4-Ende gemein haben; *cana* ist ja durch 3 · 4 gekennzeichnet. Vermutlich enthält dieses Ende

sowohl in *velans* wie in *rubens* (und wie in *gaudens*) genische Elemente, deren Vermehrung die Plastidenfärbung ungünstig beeinflußt.

Das 4-Ende ist nun, wie wir wissen, auch Träger des *nanella*-Gens in *rubens* und *gaudens*. Nach anderen Erfahrungen (vgl. R. 1940, S. 289 ff.) wäre zu erwarten, daß in der 15-chromosomigen Form crossing-over von *n-N* öfter eintritt als sonst. Überraschenderweise ist in der Verbindung *biennis incana* × *biennis* normal (der eigene Pollen der Mutante ist sehr schlecht) neben 95 typischen *incana* nur 1 *nanella*-artiger Abweicher gefunden (Nr. 62), bei der zweiten Saat unter 46 Pflanzen kein Zwerg (Herzog S. 428). Dagegen sind in F_2 und F_3 von *albivelutina incana* mehrere schmalblättrige Zwerge aufgetreten, 4 unter 8 Pflanzen (Herzog S. 429, Nr. 69, 70); ob es sich dabei um *nanella* handelte, ist freilich nicht sicher. Besser entspricht der allgemeinen Erwartung der Befund von van Overeem, der bei seiner mit *incana* vermutlich identischen mut. *albinervis* nach Selbstbestäubung mehr *biennis nanella* erhielt als *albinervis* und normale *biennis* zusammen (1922, S. 31).

Unsere *O. biennis incana* bildet aus den beiden 4 · 9-Chromosomen in der Diakinese regelmäßig ein Ringpaar (Herzog S. 411), und deshalb erhalten fast alle Embryosäcke *N-albicans* + 4*n* · 9. Nach diesem Befund ist ein Übergang des *nanella*-Gens von *rubens* auf *albicans* gar nicht zu erwarten. Bei der Sippe von van Overeem mag diese Paarung der beiden 4 · 9-Chromosomen unterblieben sein, wie es ja auch bei anderen 18-chromosomigen Mutanten die Regel ist, und damit war die Bedingung für häufiges crossing-over von *N-n* erfüllt. Der Bastard *albivelutina incana* hat nur ein 4*n* · 9-Chromosom, das sowohl an *albicans* wie an *velans* das Gen *n* durch crossing-over abgeben könnte.

Die Zwerge in der Nachkommenschaft der *O. biennis incana* könnten teils *n-albicans* + 4*n* · 9 enthalten, dazu müssen sie natürlich aus dem Pollen *n-rubens* erhalten. Ein Individuum, das die korrelaten crossover-Elemente *n-albicans* und 4*N* · 9 besäße, müßte hohe Statur haben, wie die primäre *O. biennis incana*, deren Konstitution [*N-albicans* + 4*n* · 9] · *n-rubens* ist.

3. Die scintillans-Mutanten.

Das überzählige Chromosom der tris. *scintillans* schließt sich in der *O. biennis* an den 8er-Ring an (Herzog S. 403). Von den *rubens*-Chromosomen dieses Rings sind bekannt: 5 · 6 als das für *lata* charakteristische (Catcheside 1937) und 3 · 11 als das die *dependens* kennzeichnende Element (vgl. oben). Es bleiben also 7 · 12 und 10 · 13. Weiter hilft uns die Beobachtung, daß die *albivelutina* tris. *scintillans*

nicht selten einen 4er-Ring bildet (Herzog S. 404). Diese Forderung erfüllt nur **10 · 13,** nicht 7 · 12 (ebensowenig übrigens 3 · 11):

$$\left\langle \begin{matrix} 10 \cdot 13 & & 11 \cdot 12 \\ & 13 \cdot 11 & & 12 \cdot 10 \end{matrix} \right\rangle$$

Über den Versuch, mit Hilfe des *scintillans*-Chromosoms von *O. biennis* eine *O. Lamarckiana scintillans* zu synthetisieren, hat G. Herzog (S. 401 ff.) schon berichtet. In der Kreuzung *albivelutina scintillans*

Abb. 1. Rosettenblätter. a u. b: O. Lamarckiana scintillans synthetisiert, aus 40/71; c: O. Lamarckiana normal; d: O. Lam. dependens, beide aus O. Lam. dependens, 40/54; e u. f: O. P-albilaeta glossa, aus 40/71. Gezeichnet von Frl. H. Ziegler. 1/3 nat. Gr.

× *albilaeta* normal trat schon in ihren Kulturen (vgl. S. 402) in zwei Individuen ein leider sehr spät schießender und blühender Typus auf, der die gesuchte Form darstellen konnte. Bei erneuter Aussaat (Nr. 1720) ist nun fraglose *O. Lamarckiana scintillans* in mehreren Exemplaren gefunden worden, schmalblättrig, kaum verzweigt, mit langer lockerer Infloreszenz, sehr kleinen Blüten, weil mit *Co* von *O. biennis* ausgestattet (Abb. 1, a u. b; 2, 3). Bei Selbstbestäubung spaltet diese synthetische *Lamarckiana scintillans*, wie es die von de Vries beschriebene

tut, normale *Lamarckiana* ab, daneben auch tris. *dependens* (Nr. 1721). Im Pollen sind nur normale *velans*- und *gaudens*-Keimzellen aktiv geworden (105 Pflanzen; Nr. 1722).

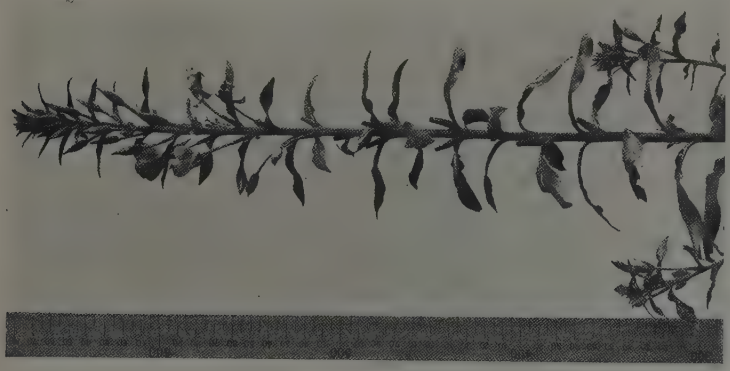

Abb. 3. O. Lamarckiana scintillans synthetisiert. 25. 9. 1941, aus 84.

Abb. 2. O. Lamarckiana scintillans synthetisiert. 15. 8. 1940, aus 71.

Eine *velutiflava scintillans* ergab bei Selbstbestäubung wenig *scintillans* (Nr. 1723); mehr traten bei Kreuzung mit *albilaeta* auf (Nr. 1724).

Die Mutante *scintillans* ist auch in der Nachkommenschaft der *O. (biennis × Lam.) albilaeta* in typischer Form gefunden, und ebenso kam sie auch bei *O. (atrovirens × biennis) pictirubata* ein paar Mal vor.

Daß sie bei Kreuzung von *O. biennis hemigigas* mit *O. biennis* entsteht, teilt de Vries mit (Op. Coll. VII, S. 648 f.); bei uns scheint sie auf demselben Wege gebildet worden zu sein (Nr. 1724).

4. Die Mutante glossa.

In der Kreuzung *albivelutina scintillans* × *albilaeta* normal trat schon bei G. Herzog (Nr. 60) und vollends bei der zweiten Aussaat (Nr. 1720) ein sehr charakteristischer Typus (Abb. 4) in auffallend großer Zahl auf, häufiger als die *O. Lamarckiana scintillans* und sogar als die typische *Lamarckiana*. Er ist im ganzen *Lamarckiana*-ähnlich, ungewöhnlich grob getupft und grob behaart, mit ziemlich schmalen, glatten, ganzrandigen, ausgesprochen zungenförmigen, stumpfen Blättern, die schon in den Rosetten (Abb. 1, e u. f) unverkennbar sind, mit schlanker Infloreszenz, steil aufgerichteten Blütenknospen, blaßgelben großen Blüten, größtenteils schlechtem Pollen, ziemlich gut sich entwickelnden Früchten. Nach der Blattgestalt soll der neue Typus mut. *glossa* heißen[1]). Bei Selbstbestäubung reproduziert sich die Form rein (Nr. 1725). Im Pollen wird nur normales *gaudens* aktiv, darunter einige P-crossovers (Nr.

Abb. 4. O. P-albilaeta glossa, aus 39/353.

1) Als mut. *lingua* hat Dulfer (1926) einen 16-chromosomigen Typus beschrieben, der aus der Kreuzung *O. Lamarckiana hemigigas* × *rigivelutina* öfter hervorging und lange, sehr spitze, über der Mitte am breitesten erscheinende, glatte Blätter besitzt (S. **20,** 31, 40, **48**).

1728). In den Eizellen findet sich neben *gaudens* ein 8-chromosomiger Komplex, der, wie die Kreuzung mit *p-albivelutina* zeigt (Nr. 1726), mit *velans* lebensfähig ist.

Nehmen wir hinzu, daß in den Familien, die den neuen Typus brachten, typische *albilaeta* selten war, so ergibt sich, daß der fragliche 8-chromosomige Komplex, der sich in allen Verbindungen mit den *glossa*-Charakteren durchsetzt, im wesentlichen *albicans* sein muß und daß die zuerst entstandene Form als *P-albilaeta glossa* anzusprechen ist. Kreuzung mit *O. biennis* als Vater gibt nur eine *fallax*-ähnliche Form mit den ausgesprochenen Zügen der Mutante, *P-biennis glossa* (Nr. 1727).

Der Besitz von *P* kann nicht einfach auf dem Vorhandensein eines überzähligen 3 *P*·4-Chromosoms beruhen, denn 3·4 ist charakteristisch für *cana*, und die *glossa* hat keine Ähnlichkeit mit *cana*. Die *albilaeta glossa* besitzt auch keine normalen *albicans*-Eizellen, nur 8-chromosomige. Also wird wohl ein *albicans*-Chromosom fehlen und durch 2 *velans*-Chromosomen ersetzt sein. Wenn das eine *velans*-Chromosom, wie wir wissen, 3·4 ist, kann das fehlende *albicans*-Chr. 1·4 sein, und das zweite *velans*-Chr. wäre dann 1·2. Das fehlende *velans*-Chr. könnte auch 3·6 sein; dann wäre das zweite *velans*-Chr. 6·7. Aber *albilaeta glossa* entsteht auch aus *albihookeri* und *albifranciscana*, die wohl 1·2, aber nicht 6·7 haben (Nr. 1699—1701). Es ist also wahrscheinlicher, daß die *glossa* charakterisiert ist durch *albicans* + 3·4 + 1·2 — 1·4, also die Enden 3 und 2 dreifach besitzt. *Albilaeta glossa* sollte dann ein Paar bilden, nämlich 2 × 1·2; sie hat auch ein Paar. Wenn *R* vorhanden ist, wie in der *biennis glossa*, sollte die *glossa* spalten nach *R-r;* was zu prüfen ist. *Albivelutina glossa*, gewonnen aus *P-albilaeta glossa* × *p-albivelutina* (neben *Lamarckiana*), sollte 2 freie Paare haben, nämlich 2×1·2 und 2×3·4; sie hat auch 2 Paare. Sie sollte spalten nach *P-p*, was zu prüfen ist.

Die übrigen 13 Chromosomen der *albilaeta glossa* sollten eine offene Kette bilden, nämlich

2·14 8·9 4 *P*·3 11·13 10·12 7·5 6·3
14·8 9·4 3·11 13·10 12·7 5·6 ;

oder das 2·14-Chromosom sollte sich an das 1·2-Paar zu einer Dreiergruppe anschließen können, wobei eine offene 12er-Kette übrig bliebe; oder 2·14 sollte als Univalent vorkommen. Alle diese Forderungen sind nach der Untersuchung von G. Herzog erfüllt.

Eine Pflanze in der Kreuzung *albivelutina scintillans* × *albilaeta* vereinigte die Charaktere der *albilaeta glossa* mit denen einer *dependens;*

sogar der blaßgelbe „*pallescens*"-Ring unter den Spitzen der Kelchblätter (vgl. R. 1940, S. 259) war deutlich. Das überzählige Chromosom von *dependens* ist 3 · 11. Dieses aus *rubens* stammende Element steht in *albivelutina scintillans* nicht zur Verfügung. Aber weil in *albilaeta glossa* das 3-Ende schon dreifach vorhanden ist, könnte zur Hervorbringung der *dependens*-Charaktere die Hinzufügung eines überzähligen 11-Endes schon genügen, wie es in 11 · 12 von *velans* zur Verfügung steht: wenn von dem 4er-Ring 13 · 11 + 11 · 12 — 12 · 10 beisammen bleiben und einen 6-chromosomigen *albicans-glossa*-Rest zu einer 9-chromosomigen Gone ergänzen, kann mit normalem *gaudens* ein Typus wie der gefundene entstehen. Ob die Pflanze wirklich 16 Chromosomen hatte, ist leider nicht geprüft worden.

Falls die Konstitution der *glossa* richtig erkannt ist, müßte eine *glossa*-Gone in *albivelutina* und in *albihookeri* dadurch entstehen, daß zu beiden Seiten von 1 · 4 non-disjunction eintritt:

albicans		11 · 13		14 · 2	2 · 1	4 · 3	3 · 6	7 · 5
velans	12 · 11		13 · 14		1 · 4		6 · 7	

Nun ist aber noch zu fragen, warum *glossa* gerade aus *albivelutina scintillans* so häufig, wie ein gewöhnliches Spaltungsprodukt, hervorgeht, während *glossa* in der Nachkommenschaft normaler *albivelutina* noch nie beobachtet worden ist; daß sie auch hier gelegentlich vorkommen wird, ist zu erwarten, weil die Struktur der *albivelutina* der von *albihookeri* und *albifranciscana* ja ganz analog ist.

Wenn in *albivelutina scintillans* der Viererring aus den Chromosomen 10 · 13, 13 · 11, 11 · 12, 12 · 10 sich bildet, wie es öfter geschieht, ordnen sich die übrigen Chromosomen so:

10 · 9	8 · 5	7 · 6	3 · 4	1 · 2	14 · 13	
	9 · 8	5 · 7	6 · 3	4 · 1	2 · 14	.

Die Endglieder dieser offenen Kette können sich aber ebensogut an den 4er-Ring anschließen, der ja 10 und 13 enthält. Falls 13 · 14 Anschluß an die 4er-Gruppe findet, wird 2 · 14 Endglied einer 10-gliedrigen Kette, in der nun leicht 2 · 14 mit 1 · 2 zum selben Pol gehen kann. Eine lebensfähige *albicans*-Gone entsteht dann nicht, wenn die Verteilung weiterhin normal bleibt:

14 · 2	2 · 1	4 · 3	6 · 7	5 · 8	9 · 10	: *velans*	+ 2 · 14
	1 · 4	3 · 6	7 · 5	8 · 9		: *albicans*	— 2 · 14.

sondern nur, wenn auch noch 3 · 4 und 3 · 6 beisammen bleiben:

14 · 2	2 · 1	4 · 3	3 · 6	7 · 5	8 · 9	: *albicans glossa*
	1 · 4		6 · 7	5 · 8	9 · 10	: *velans* defekt.

Daß diese Anomalie in einer offenen Kette leichter zustandekommt als

in einem geschlossenen Ring, ist wohl zu verstehen, und damit scheint das Verhalten der *albivelutina scintillans* einigermaßen erklärbar.

Wie man aus der letzten Formel besonders leicht ersieht, sind in den *albicans-glossa*-Keimzellen überzählig die Enden 2 und 3. Das $2 \cdot M\,3$-Chromosom aus *flectens* ist das überzählige Element in *O. Lamarckiana* tris. *macilenta* (vgl. R. 1940, S. 282). Tatsächlich haben *glossa* und *macilenta* manches gemein, besonders die glatten, langen Blätter, die grobe Tupfung. Identisch können die beiden Formen nach dem Gen-Inhalt der überzähligen Enden nicht sein.

Daß aus *albivelutina scintillans* noch andere sekundäre trisomische Mutanten hervorgehen könnten, ist aus den Formeln leicht abzulesen; es wird darauf zu achten sein, ob sie wirklich leben.

5. O. fallax tris. tripus.

Die 15-chromosomige Mutante der *O. Lamarckiana*, die das $1 \cdot 2$-Chromosom 3fach besitzt, ist bis jetzt nicht bekannt geworden. Entweder tritt also bei dem freien Paar der *O. Lamarckiana* non-disjunction sehr selten ein, oder die Form,

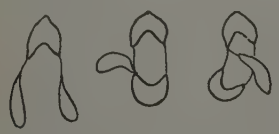

Abb. 5. O. fallax tripus. Dreiergruppen aus der Diakinese in Pollenmutterzellen, aus 40/153.

deren überzähliges Chromosom $1 \cdot 2$ ist, hat Eigenschaften, die der Erhaltung nicht günstig sind. In der Kreuzung der weißnervigen, kleinblütigen *O. Lamarckiana subcruciata* mit *O. biennis* als Vater, also unter *velutirubata* oder *fallax*, ist nun in vier Individuen ein Typus aufgetreten, der in der Diakinese regelmäßig eine Dreiergruppe bildet (Abb. 5), somit die gesuchte Mutante darstellt, die nach dem cytologischen Verhalten *tripus* (Dreifuß) heißen soll.

Abb. 6. O. fallax tripus. 20. 8. 1940, aus 154.

Im Habitus erinnert die neue Form (Abb. 6) einigermaßen an *scintillans*. Die Blätter sind ähnlich schmal, aber zarter, länger zugespitzt, oft etwas gewölbt, die Blüten sind klein, und das auffälligste Merkmal ist die sehr geringe Länge des Hypanthium auch nach dem Aufblühen. Bei Selbstbestäubung brachte die Mutante wenige keimfähige Samen. Aufgezogen wurden 16 normale *fallax*, davon 15 *r*, 1 *R*, und 3 *tripus*, alle *R*. Diese ungewöhnlichen Spaltungszahlen vertragen sich gut damit, daß die Konstitution *rrR* ist.

Von den vier Individuen der mut. *tripus* hatte eines ausgeprägt cruciate Blüten, die anderen waren normalkronig wie alle übrigen Pflanzen der beiden Familien. Der Befund wird bei der Lokalisierung der *cr*-Gene zu berücksichtigen sein.

Belege.

Nr.

1. Trisomische aus O. biennis hemigigas.

1691. biennis hemigigas × biennis normal (beide aus 39/351: biennis scintillans × bien. Mü.): 35 Pflanzen, Rosetten sehr vielförmig; blühend: 6 biennis normal, etwa 10 wie hemigigas, dickstenglig, 3 typische incana, schwachstenglig, Blätter nach oben gefaltet, Nerven fast farblos, Inflor. locker, Blüten klein; mehrere schwache Rosetten. 40/46.

1692. biennis hemigigas von Woltersdorf, Absaat von Wildsamen: 16 Samen gekeimt, 70 nicht gekeimt; im Garten: 1 biennis incana; 1 P-albipercurva incana; 6 p-albipercurva, davon 1 typisch, sehr stark, 2 incana, 2 dependens-artig, 1 scintillans-artig niedrig; 1 dicht beblätterter und 2 schmalblättrige nicht identifizierbare Abweicher; die incanae alle sehr typisch, hoch, dünnstenglig, lockerblütig, graulichgrün. Von 11 Eizellen war also nur 1 typisch albicans, 4 waren albicans-incana, die übrigen andere Abweicher. 1938/114.

2. Trisomische aus diploiden Arten und Bastarden.

1693. biennis-München × flaviflexa (aus 34/26): unter 54 albata 1 Fl-albiflexa incana, hoch dünnstenglig, graugrün. 35/99.

1694. biennis cruciata × M-albiflava: 73 albiflava, darunter eine incana; vgl. R. 1936, S. 282; Herzog 1940, S. 429.

1695. Lamarckiana von Quimper (Bretagne), Absaat: 55 Lamarck., darunter 1 nanella, 2 lata, 1 dependens, 1 scintillans-artig, 1 Abweicher mit löffelförmigen Blättern. 41/78.

1696. r-Lamarckiana (aus 39/88) × Hookeri: 75 laeta und velutina normal, 1 velutina dependens, mit welligen Brakteen, 1 lata dickknospig. 41/111.

1697. Lamarckiana subcruciata × biennis-Mü.: 144 RP-velutirubata, 1 Rp-velutirubata (crossover), 2 dependens, 1 tripus, 1 lata, 3 blaßgrüne augenscheinlich trisomische. 40/153. — Wiederholt aus R. und Sensenhauer Nr. 10.

1698. Dasselbe: 150 RP-velutirubata, 1 nanella-lata, 1 dependens, 3 tripus, 1 hemigigas. 40/154. Wiederholt aus R. und S. Nr. 11.

1698a. rubricaulis von Heubude, Absaat von Wildsamen: 46 rubricaulis, davon 1 dependens. 35/143. — Wiederholt von R. 1937, Nr. 736.

1698b. rubricaulis von Waldenburg/Schles., Absaat von Wildsamen: 16 rubricaulis, davon 2 dependens, schwächer. 38/102. — Wiederholt nach R. 1943, Nr. 1668.

1699. albihookeri (aus biennis cruciata × Hookeri) × Lamarckiana subcruciata: mehr als 150 hookerilaeta und hookerivelutina; 2 albilaeta, 1 albivelutina; 1 P-albilaeta glossa. 42/37.

1700. albihookeri (wie vorher) × biennis sulfurea: mehr als 150 hookeri-rubata; 3 biennis, 2 P-biennis glossa, schlank, mit kleinen blaßgelben Kronen. 42/38.

1701. albifranciscana (aus biennis cruciata × franciscana) × Lamarckiana subcruciata: gegen 80 franciscolaeta und -velutina; 2 P-albilaeta glossa, hellergrün, mit schmal zungenförmigen Blättern. 42/85.

1702. r-albilaeta F_2 (aus 40/31) selbst: 26 albilaeta; darunter 1 dependens, dünnstenglig, Brakteen breit, nach oben gefaltet, Früchte dünn; 1 scintillans, schwach, nicht verzweigt, kleinblütig, typisch; 1 hemigigas. 41/35.

1703. pictirubata (aus O. atrovirens × biennis-Mü.) F_1 cruciat selbst: 80 pictirubata, 78 diploid, 1 gigas, 1 scintillans, typisch, niedrig, fast nicht verzweigt. 40/80. Wiederholt nach R. u. S. 1942, S. 583, Nr. 78. — „Scintillans-artige" oder „scintillans"-Individuen sind sonst protokolliert in Nr. 72, 100, 111.

1704. pictirubata cruciat F_2 selbst: 60 pictirubata, 1 dependens (eher als scintillans). 40/84. Wiederholt nach R. u. S. Nr. 85.

1705. pictirubata F_1 breitkronig × atrovirens: 86 pictiflexa, darunter 2 dependens; 7 rubiflexa. 40/81. Wiederholt nach R. u. S. Nr. 88a.

1706. pictirubata F_1 breitkronig × flexirubata F_1 cruciat: 29 pingens · rubens, darunter 1 lata-artig; 34 pingens · flectens, darunter 1 dependens; 5 rubens-flectens. 42/103. Ergänzt zu R. u. S. Nr. 141.

1706a. rigirubata (Spontanbastard aus ammophila var. germanica × biennis), Absaat von Wildsamen von Jüterbog: 44 rigirubata, darunter 1 dependens, mit tiefrot angelaufenen Blättern. 37/168. Wiederholt von R. 1938, Nr. 1078.

1706b. rubiplana (aus 36/158, biennis-Mü. × nova von Jüterbog) selbst: 94 rubiplana, darunter 3 dependens. 37/128. Wiederholt von R. 1938, Nr. 1065.

Nr.

3. Nachkommen der dependens-Mutanten.

1707. R-Lamarckiana dependens (aus 39/361, 2. Gen.; vgl. R. 1940, Nr. 1165) selbst: 37 Lamarck., 17 normal, 20 dependens. 40/59.

1708. r-Lamarck. dependens (aus 39/360, 2. Gen.; vgl. Nr. 1164) × biennis-Mü.: 41 velutirubata, davon 30 normal, 8 dependens, Blätter teilw. nach unten gekielt und gekrümmt, 2 nanella, 1 ungetupft grünkelchig (p, crossover) sonst normal. 40/60.

1709. r-Lamarck. dependens (aus 39/360) × p-albivelutina: 12 p-Lamarck., 10 normal, kräftig, 2 dependens, sehr typisch, schwach, mit abwärts gefalteten und gekrümmten Blättern. 40/61.

1710. R-Lamarck. dependens (aus 39/361) × suaveolens: P-velutiflava normal 47, Kronbl. 38 : 38 mm, 58 dependens, Kronbl. 33 : 33 mm; 27 p-laetiflava, davon 24 normal, 3 dependens; 1 PR-velutiflava scintillans, sehr typisch, schwach, fast unverzweigt, kleinblättrig, kleinblütig, Kelch schwächer rot gefärbt als bei der normalen, Krone blasser gelb, Kronbl. 22 : 27 mm. 40/62.

1711. r-Lamarck. dependens (aus 39/343, Lam.-macilenta × albilaeta; vgl. G. Herzog Nr. 41) × suaveolens: 53 Pfl., velutina und laeta normal, auch velutina dep., aber laeta dep. nicht gefunden. 40/64.

1712. biennis (aus 39/351: bien. scint. × bien.-Mü.) × R-Lam. dependens (aus 39/361): 32 albivelutina, 18 albilaeta, beide normal, R und r, keine dependens. 40/63.

1713. Lamarck. tris. macilenta (aus 39/341: selbst; vgl. Herzog 1940, Nr. 39) 1 selbst: 32 Lamarck., davon 14 normal, 13 macilenta, 2 cana-artig, 1 lata, 2 dependens. 41/41.

1714. rubricaulis dependens (aus 35/143, oben Nr. 1698a) selbst: 45 rubricaulis, weniger normale als dependens, diese viel schwächer, gelbgrün, dünnstenglig, meist erst 2-jährig blühend, ihre Blätter um den Mittelnerv nach unten gebogen oder gefaltet, zwischen den Seitennerven gewölbt; Blüten klein, Früchte kurz und plump. 36/112.

1715. rubricaulis dependens (aus 36/112) selbst: 140 rubricaulis, etwa zur Hälfte dependens, diese beträchtlich schwächer, 1 wie scintillans; im ersten Jahr blüht nur ein Teil der normalen und eine einzige dependens, alles andere überwintert im Rosettenstadium. 38/204.

1716. Nochmals gesät: 18 normal; 24 dependens viel schwächer, gelbgrün, mit der Zeit sich immer stärker von der starken, bläulichgrünen Normalform unterscheidend, mit erst geröteten, dann sich bräunenden, dann vertrocknenden Blattspitzen; beide Formen blühen teilweise erst 2-jährig, darunter eine hemigigas. 40/212.

1717. rigirubata dependens (aus 37/168; oben Nr. 1706a) spontan bestäubt: 90 Pfl., mehr rigivelutina als rigirubata, von beiden mehr normale als dependens, diese mit gewölbten rot angelaufenen Blättern. 38/202.
1718. Nochmals gesät: 35 Pfl., wie vorher. 40/214.

4. Nachkommen der scintillans-Mutanten.

1719. biennis scintillans (aus 39/351) × biennis von Naumburg a. Bob.: 22 biennis, meist normal, 6 scintillans, 1 hemigigas, 1 dickknospiger Abweicher. 41/94.
1720. albivelutina tris. scintillans × albilaeta normal (beide aus 39/354: biennis scint. × r-Lamarck.): 36 P-velans · gaudens = Lamarckiana normal; 5 p-albilaeta normal; 1 p-albilaeta hemigigas, wohl albicans · [albicans + gaudens]; 42 P-albilaeta tris. glossa, schon als Rosetten gut zu erkennen, Stengeltupfen sehr grob, Kronbl. auffallend blaßgelb, 40 : 49, 30 : 39 mm; 10 Lamarckiana tris. scintillans synthetisiert, viel schwächer als die anderen Formen, schießen später, Blattspitzen vertrocknen oft unter Bräunung; 1 wie P-albilaeta glossa und gleichzeitig dependens. 40/71.
1721. Lamarckiana scintillans synthetisiert (aus 40/71) 1 selbst: 27 Lam. normal, 15 Lam. scintillans, 1 Lam. dependens. 41/84.
1722. Hookeri × Lamarck. scintillans synth. (aus 40/71) 2 : 44 velutina, 61 laeta (keine PP als crossover), alle normal. 41/106.
1723. velutiflava scintillans (aus 40/62: R-Lam. dependens × suav., oben Nr. 1710) (1) selbst: 15 velutiflava, 13 normal, Pp und pp, 2 scintillans, 1 P, 1 p. 41/86.
1724. velutiflava scintillans (aus 40/62) × r-albilaeta (aus 40/31): 84 Pfl., mehr P als p, großenteils wie P-flavilaeta, Lamarckiana nicht sicher zu unterscheiden; 29 scintillans, 1 cana-artig, wohl [flavens + 3 P4] · gaudens; 1 scintillansartig, aber stärker, mit breiteren Blättern. 41/85.

5. Nachkommen der glossa-Mutante.

1725. P-albilaeta glossa (aus 39/353: albivel. scint. × albilaeta normal) 1 selbst: 16 P-albilaeta glossa, sehr gleichförmig, doch 2 Blütengrößen, 35 : 43 u. 30 : 39 mm. 40/65.
1726. P-albilaeta glossa (aus 39/353) × p-albivelutina: 24 gaudens · p-velans normal, Krbl. 28 : 33 mm; 1 P-gaudens · p-velans (crossover); 13 P-albicans · p-velans, tris. glossa, niedrig, plump, fast unverzweigt, Kronbl. 22 : 26, 20 : 23 mm; 3 p-albicans · p-velans, tris. glossa, crossovers?, Stengel dünner als bei P, sonst sehr ähnlich. 40/66.
1727. P-albilaeta glossa (aus 39/353) × biennis-Mü.: 30 P-albicans · rubens, tris. glossa, mit langen zungenförmigen Rosettenblättern, erst ganz gesund, später krüppelig, meist nur mit einigen Grundseitensprossen blühend, Knospen aufwärts angedrückt, Blütenstand locker, Kronbl. blaßgelb. 40/67.
1728. biennis-Mü. × P-albilaeta glossa (aus 39/353): 44 albicans · p-gaudens, normal; 2 albicans · P-gaudens, grobgetupft, crossovers. 40/70.

6. Nachkommen der Mutante tripus.

1729. R-fallax tris. tripus (aus 40/153: Lam. subcruciata × biennis-Mü.) selbst: 19 fallax; 16 normal, 15 r, 1 R; 3 tripus, alle R. 41/89.

Zusammenfassung.

Die 15-chromosomige Mutante *dependens*, als deren überzähliges Element schon früher das Chromosom 3 · 11 von *gaudens* bzw. *rubens* ermittelt wurde, ist bekannt geworden von *velans · gaudens*, *velans · rubens*, *albicans · gaudens*, *albicans · rubens*, *flavens · rubens*, *pingens · rubens*, *rigens · rubens*, *tingens · rubens*, *rubens · planans*.

Das überzählige Element der 15-chromosomigen Mutante *incana* von *O. biennis* ist 4 · 9 von *rubens*.

Die 15-chromosomige Mutante *scintillans* ist bekannt geworden von *velans · gaudens*, *albicans · gaudens*, *albicans · rubens*. *pingens · rubens*, *tingens · rubens*. Durch die Kreuzung *O. (biennis scintillans × Lamarckiana) albivelutina scintillans × albilaeta* normal läßt sich *O. Lamarckiana scintillans* synthetisieren. Das überzählige Element ist das Chromosom 10 · 13 von *gaudens* bzw. *rubens*.

Die trisomische Mutante der *O. Lamarckiana*, die das 1 · 2-Chromosom dreifach besitzt, ist in der Kreuzung *O. Lamarckiana subcruciata × biennis*, also als *fallax*-Form, aufgetreten. Sie ähnelt der tris. *scintillans*, ist aber etwas kräftiger und hat die kürzesten Hypanthien, die bis jetzt beobachtet wurden. Sie ist nach der Dreiergruppe ihrer Meiose als tris. *tripus* bezeichnet worden.

Aus der Kreuzung *O. (biennis scintillans × Lamarck.) albivelutina scintillans × albilaeta* geht in großer Zahl eine neue 15-chromosomige Mutante hervor, die nach ihren langen zungenförmigen Blättern den Namen *glossa* erhalten hat. Sie besitzt von der Mutter einen *albicans*-Komplex, in dem wahrscheinlich das Chromosom 1 · 4 durch die *velans*-Elemente 3*P* · 4 und 1 · 2 ersetzt ist.

Literaturverzeichnis.

CATCHESIDE, D. G., The extra chromosome of Oenothera Lamarckiana lata. Genetics **22**, 564—576 (1937). — Ders., Structural analysis of Oenothera complexes. Proc. Roy. Soc. London Ser. B., **128**, 509—535 (1940). — DULFER, H., Die Erblichkeitserscheinungen der Oenothera Lamarckiana semigigas. Rec. Trav. Bot. Néerland. **23**, 1—72 (1926). — HERZOG, G., Genetische Untersuchungen über 15-chromosomige Mutanten von Oenothera biennis und O. Lamarckiana. Flora **134**, 377—432 (1940). — OVEREEM, C. VAN, Über Formen mit abweichender Chromosomenzahl bei Oenothera. Beih. z. Bot. Centralbl., I. Abt., **38**, 73—113 (1921) und **39**, 1—80 (1922). — RENNER, O., Wilde Oenotheren in Norddeutschland. Flora **131**, 182—226 (1937). — Ders., Alte und neue Oenotheren in Norddeutschland. Feddes Repertorium, Beiheft C (Bornmüller-Festschr.), 94—105 (1938). — Ders., Zur Kenntnis der 15-chromosomigen Mutanten von Oe. Lamarckiana. Flora **134**, 257—310 (1940). — Ders., Die Variabilität der Oenothera biennis L. Mitteil. des Thüring. Bot. Vereins, N. F., **50** (Bornmüller-Festschr.), 14—19 (1943). — DE VRIES, H., Opera e periodicis collata. Vol. VII, Utrecht 1927.

Nachtrag bei der Revision. Eine rotnervige P-biennis tris. glossa, gewonnen aus albibookeri F_1 × R-biennis als P-albicans-glossa · R-rubens, spaltet nach der Nervenfarbe. Damit ist das Vorhandensein des Chromosoms 1 · 2 in der Mutante glossa erwiesen.

Die Plasmapermeabilität für Harnstoff und Glyzerin in ihrer Abhängigkeit von der Wasserstoffionenkonzentration[1]).

Von **Wilhelmine Rottenburg.**
(Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Wien.)

Mit 9 Abbildungen im Text.

1. Einleitung.

Die Permeabilität des Plasmas für Anelektrolyte und ihre Beeinflussung durch Außenfaktoren ist oft und aufschlußreich behandelt worden (DE VRIES 1871, 1888, 1889, KLEBS 1888, OVERTON 1895, 1899, LEPESCHKIN 1908, 1909, FITTING 1915, 1919, HÖFLER und STIEGLER 1921, 1930, RUHLAND und HOFFMANN 1925, HÖFLER und WEBER 1926, COLLANDER und BÄRLUND 1926, 1933, BÄRLUND 1929, WEBER 1930, 1931, SCHÖNFELDER 1931, WILBRANDT 1931, MODER 1932, HÖFLER 1932, 1934, 1937, 1942, HUBER und SCHMIDT 1933, von HOFE 1933, BONTE 1934, MEINDL 1934, HOFMEISTER 1935, 1938 a, b, MARKLUND 1936, SCHMIDT 1936, 1939, WAHRY 1936, ELO 1937, 1939, JÄRVENKYLÄ 1937, BOGEN 1938, 1940, 1941, COLLANDER 1939, HOUSKA 1939, KREUZ 1941, REUTER 1942, WARTIOVAARA 1942).

Über den Einfluß der Reaktion der Außenlösung liegen einige Arbeiten vor.

ILJIN (1928) untersuchte die Plasmadurchlässigkeit für Zucker und Salze. „Beim Übergang von der sauren in die neutrale und dann in die alkalische Reaktion vermindert sich die Permeabilität zuerst und beginnt dann plötzlich von neuem anzusteigen. Der Tiefpunkt liegt für verschiedene Ionen und Moleküle auf verschiedener Höhe. Für Zucker ist er bei ca. $p_H = 7$, für Kalium bei ca. $p_H = 5{,}6$" (l. c. S. 600). KACZMAREK (1928) beobachtete in Rhoeo-Zellen, daß der Deplasmolyseverlauf in Salzlösungen abgestufter Konzentrationen von der Wasserstoffionenkonzentration deutlich beeinflußt wird. Am raschesten fand er den Ablauf bei p_H 4,75—5,25.

Die meisten Untersuchungen über die c_H-Wirkung aber betreffen die Farbstoffaufnahme in der Zelle. STRUGGER (1935, 1936—1942) ver-

1) Dissertation der philosophischen Fakultät der Universität Wien.

folgte in seinen bekannten Untersuchungen über Vitalfärbung pflanzlicher Gewebe die c_H-Abhängigkeit der Farbstoffspeicherung. Seine richtunggebenden Befunde haben die vorliegende Untersuchung veranlaßt. Für die eigentliche Permeabilitätsfrage ist nämlich festzuhalten daß die undissoziierten Farbbasenmoleküle die Plasmagrenzschichten bei jeder c_H leicht passieren können und daher die Permeabilität der Plasmagrenzflächen bei der Aufnahme nur selten als begrenzender Faktor in Erscheinung tritt (Bünning 1936, Drawert 1940).

Während nun alle Farbstofflösungen ihren physikochemischen Zustand mit dem p_H ändern, kommen bei den Diosmotika, die ich studierte, solche komplizierende Änderungen nicht in Betracht. Hier wirkt daher die Permeabilität des Plasmas eindeutig begrenzend auf die Stoffaufnahme.

Meine eigenen Versuche beschäftigen sich mit den Anelektrolyten Harnstoff und Glyzerin.

Um die Durchlässigkeit in Zahlengrößen festzuhalten, arbeitete ich nach der plasmometrischen Methode, da die Permeabilität für osmotisch wirksame Substanzen am sinnvollsten durch die Plasmometrie untersucht wird. Allzu weitgehende kritische Bedenken gegen das Verfahren, aus dem Deplasmolyseverlauf auf die Permeation zu schließen (Anatonose usw.), können wir zurückstellen.

Da es mir auf die Gesetzmäßigkeiten in großen Linien ankam, wurde nur ein Teil der Versuche mit größter Präzision (Messung der Protoplastenrückdehnung auf 0,1 Mikrometerteilstriche genau für 10 bis 12 Zellen), die die plasmometrische Methode gewährleistet, durchgeführt. In vielen Versuchen begnügte ich mich mit einer Meßgenauigkeit von 1/4 oder 1/2 Teilstrichen und einer geringeren Zahl von gemessenen Einzelzellen. In zahlreichen weiteren Parallelversuchen beschränkte ich mich auf Stichproben.

In Vorversuchen beobachtete ich den allgemeinen Verlauf: die Plasmolyseform, den Eintritt der perfekten Plasmolyse und damit die Rundungszeit, den Beginn der Wiederausdehnung des Protoplasten und das Eintreten der Deplasmolyse. Außerdem orientierte ich mich über die Lebensdauer der Zellen in den abgestuften Pufferlösungen.

Als Versuchsobjekte wählte ich Pflanzen mit verschieden hoher Permeabilität entsprechend dem Grundgedanken meiner Arbeit, nicht ein Objekt, sondern mehrere Objekte vergleichend zu untersuchen.

Da ich die plasmometrische Methode anwandte, kamen nur Pflanzen mit regelmäßig zylindrischen Zellen in Frage. In der Hauptsache hielt ich

mich an solche Objekte, die auch von anderen Autoren zu eingehenden Permeabilitätsbestimmungen verwendet wurden: *Majanthemum bifolium* als Harnstofftypus (nach HÖFLER 1939 b), *Tradescantia elongata* und *Muscari racemosum* als schwache Glyzerintypen (HOFMEISTER 1935), *Campanula trachelium*, *Lamium purpureum* und *Gentiana austriaca* als extreme Harnstofftypen und schließlich als Objekte, bei denen das Verhältnis schwankt, *Taraxacum officinale* und *Zygnema* sp. (MARKLUND 1936).

Die Arbeit wurde am Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Wien ausgeführt. Dem Vorstand des Instituts, Herrn Prof. Dr. KARL HÖFLER, möchte ich für die Anregung der Arbeit und Leitung der Untersuchungen meinen herzlichsten Dank aussprechen. Ebenso danke ich Herrn Doz. Dr. LOTHAR HOFMEISTER für seine ständige Hilfsbereitschaft.

II. Methodik.

a) Plasmometrische Messung.

Die plasmometrische Methode nach HÖFLER (1934) ist in mehreren Arbeiten ausführlich beschrieben (HÖFLER 1918, 1934b; HÖFLER und WEBER 1926; HOFMEISTER 1935; STRUGGER 1935; Kreuz 1941).

Die Tabellen 1 und 2 geben Beispiele für die Durchführung der Permeabilitätsbestimmung bei gegebenem p_H. Dabei bedeuten:

l_1, l_2, l_3 die Länge des Protoplasten in aufeinanderfolgenden Messungen.

h die Innenlänge des von der Zellwand umschlossenen Raums,

b dessen Breite,

G den Plasmolysegrad, berechnet als $\frac{l - \frac{b}{3}}{h}$,

ΔG die Änderung des Plasmolysegrades pro Stunde,

P′ die Permeationskonstante des Protoplasten für die betr. Verbindung berechnet aus $P' = \frac{M}{C - \frac{2c}{G_1 + G_2}}$, wobei M die mittlere Stoffaufnahme des Protoplasten pro Stunde,

C die Konzentration des Plasmolytikums in der Außenlösung,

c die jeweilige Konzentration des Plasmolytikums im Zellsaft. (Diese Größe wird durch Extrapolation näherungsweise während der Stoffaufnahme des zu wertenden Intervalles ermittelt (HÖFLER 1934; HOFMEISTER 1935). Nach ASHIDA bezieht sich c aber nicht auf den Innenraum des plasmolysierten Protoplasten, sondern auf den der entspannten Zelle. Für die Permeation ist nun die Konzentration im Innenraum des Protoplasten maßgebend, daher wird auf den mittleren Plasmolysegrad des gewerteten Intervalles $\frac{G_1 + G_2}{2}$ umgerechnet und c durch diesen Wert dividiert. Daraus ergibt sich obige Gleichung für P′.)

Die Permeationskonstante P des Protoplasmas läßt sich aus P′ durch Reduktion auf die Oberflächeneinheit des Protoplasten ermitteln (COLLANDER und BÄRLUND, 1933).

Tabelle 1. *Tradescantia elongata.*

17. April 1940. $t_{Luft} = 18{,}5°$ C.

Grundgewebszellen. Schnitt 24 Stunden im Puffer $p_H = 4{,}7$ gewässert, entlüftet. Um $10^h 15'$ in 0,5 Mol Harnstoff, $\mathbf{p_H = 4{,}7}$ eingelegt. Erste Messung: $11^h 26'$ bis $11^h 30'$; zweite Messung: $12^h 17'$ bis $12^h 19'$; dritte Messung: $13^h 22'$ bis $13^h 23'$; vierte Messung: $14^h 33'$ bis $14^h 36'$.

Zelle	l_1	l_2	l_3	l_4	h	b	G_1	G_2-G_1	G_3-G_2	G_4-G_3
1	39,5	41,5	43	46	85	20	0,387	0,024	0,017	0,036
2	39	40	41,5	+	80	18	0,413	0,012	0,019	+
3	47	48	49,5	54	95	20,5	0,423	0,011	0,015	0,048
4	31,5	32,5	34	37,5	56,5	21	0,434	0,018	0,026	0,052
5	31,2	32	34	36	58	20,5	0,421	0,014	0,034	0,035
6	54,5	57	60	+	103	20	0,465	0,024	0,029	+
7	44,5	44,5	45,5	+	76	19,5	0,500	0,000	0,013	+

+ tote Zellen.

$$\mathbf{\Delta G_{1-2} = 0{,}0176 \quad \Delta G_{2-3} = 0{,}0189 \quad \Delta G_{3-4} = 0{,}0376}$$
$$\mathbf{P'_{1-2} = 0{,}0192}$$

Tabelle 2. *Tradescantia elongata.*

Wie oben. Schnitt 24 Stunden im Puffer $p_H = 8{,}1$ gewässert, entlüftet. Um $8^h 30'$ in 0,5 Mol Harnstoff, $\mathbf{p_H = 8{,}1}$ eingelegt. Erste Messung: $9^h 30'$ bis $9^h 33'$; zweite Messung: $9^h 40'$ bis $9^h 42'$; dritte Messung: $9^h 51'$ bis $9^h 53\frac{1}{2}'$; vierte Messung: $10^h 0'$ bis $10^h 1'$.

Zelle	l_1	l_2	l_3	l_4	h	b	G_1	G_2-G_1	G_3-G_2	G_4-G_3
1	61	63	64	65	75	29	0,729	0,026	0,014	0,014
2	45	48	48	48	48	20	0,800	0,063	0,000	0,000
3	57,5	58,5	60	61,6	71	16	0,795	0,016	0,014	0,023
4	68	69,5	71	73	80	17	0,781	0,019	0,019	0,025
5	43	45	47	48,5	55	16	0,605	0,019	0,054	0,028
6	69	71,5	73,2	74,2	89	15	0,719	0,029	0,018	0,012
7	53	54,8	56	73+	73	20	0,636	0,030	0,010	+
8	45	46,8	48,5	51	60	15	0,667	0,030	0,033	0,020

$$\mathbf{\Delta G_{1-2} = 0{,}183 \quad \Delta G_{2-3} = 0{,}112 \quad \Delta G_{3-4} = 0{,}126}$$
$$\mathbf{P'_{1-2} = 0{,}262}$$

Ein gleiches Versuchspaar in Glyzerin ergab folgende Werte:

Tradescantia elongata.

17. April 1940. $t_{Luft} = 18{,}5°$ C.

Grundgewebszellen. Schnitt 24 Stunden im Puffer $p_H = 4{,}7$ gewässert, entlüftet. Um 10^h in 0,5 Mol Glyzerin $\mathbf{p_H = 4{,}7}$ eingelegt. 12 Zellen. Erste Messung: $11^h 7'$ bis $11^h 12'$; zweite Messung: $12^h 7'$ bis $12^h 14'$; dritte Messung: $13^h 12'$ bis $13^h 14'$; vierte Messung: $14^h 7'$ bis $14^h 11'$.

$$\mathbf{\Delta G_{1-2} = 0{,}0238 \quad \Delta G_{2-3} = 0{,}0326 \quad \Delta G_{3-4} = 0{,}0293}$$
$$\mathbf{P'_{1-2} = 0{,}0260}$$

Wie oben. Um $8^h 15'$ in 0,5 Mol Glyzerin $\mathbf{p_H = 8{,}1}$ eingelegt. Erste Messung: $8^h 55'$ bis $8^h 57'$; zweite Messung: $9^h 1'$ bis $9^h 3\frac{1}{2}'$; dritte Messung: $9^h 7'$ bis $9^h 8'$; vierte Messung: $9^h 13'$ bis $9^h 14\frac{1}{2}'$.

$$\Delta G_{1-2} = 0{,}336 \quad \Delta G_{2-3} = 0{,}308 \quad \Delta G_{3-4} = 0{,}403$$
$$P'_{1-2} = 0{,}488$$

Die Permeabilität ist also im alkalischen Bereich viel größer als im sauren. Die Permeationskonstante P' ist im mitgeteilten Versuch bei $p_H = 8{,}1$ für Harnstoff etwa 14 mal, für Glyzerin etwa 18 mal so groß als bei $p_H = 4{,}7$.

In den späteren Tabellen 3—13 bedeuten:

C = Konzentration des Plasmolytikums,
R = Zeit vom Einlegen in das Plasmolytikum bis zur ersten Messung (Rundungszeit),
T = Dauer der einzelnen Intervalle in Min.,
ΔG = Änderung des Plasmolysegrades pro Stunde,
P' = Konstante der Permeabilität des Protoplasten,
n = Zahl der gemessenen Zellen.

b) Bestimmung der Zellreaktion.

Um die Beziehung zu BOGENS Befunden herzustellen, war mir daran gelegen, die c_H-Werte der Zellsäfte meiner Objekte wenigstens ungefähr kennen zu lernen. Ich wandte zur Bestimmung eine Methode an, die der von BOGEN annähernd entspricht. BOGEN hat eine Indikatorenserie nach Sörensen (Merck), die einen Bereich von $p_H = 1{,}2$ bis $p_H = 12{,}1$ umfaßt, benützt. „Die Indikatoren wurden getrennt auf Filterpapierstückchen ausgegossen, wo sie alsbald antrockneten. Noch vor völliger Trockne wurden die Schnitte der betreffenden Gewebepartien hergestellt, auf das Indikatorpapier gelegt und sofort mit einem Glasstab gründlich ausgepreßt. Ein Umschlag bei kritischem Indikator war stets gut zu beobachten, das Chlorophyll störte nicht. Ich begann meist mit Phenolrot ($p_H = 6{,}8$ bis $p_H = 8{,}4$) und ging bei fehlendem Umschlag mit frischen Schnitten die Reihe so weit abwärts, bis ich einen Umschlag bei zwei bzw. drei nebeneinander liegenden Indikatoren erhielt. Da sich die Umschlagsbereiche der Indikatoren teilweise überdecken, war eine Bestimmung des p_H bis auf 0,3 bis 0,5 genau möglich" (BOGEN 1938, S. 552). Die p_H-Werte sind hier in der Hauptsache durch den Zellsaft bestimmt, aber vielleicht getrübt durch Beimengung nekrotischen Cytoplasmas.

Ich selbst führte die Bestimmung der Zellreaktion nach Art der Tüpfelreaktion aus. Dabei wurde ich von Herrn Prof. J. MATULA-Wien freundlich beraten, dem ich dafür herzlich danken möchte. Abweichend von BOGEN verwendete ich statt Filterpapier glasierte Porzellanplatten, denn es zeigte sich, daß die Zellulosefasern Pufferwirkung haben. Auf diese Platten trug ich kleine, gleich große Tropfen der Indikatoren auf, ließ sie antrocknen und drückte dann auf ihnen die zu untersuchenden Gewebeschnitte aus. Ich begann bei Phenolrot und ging die Indikatoren so weit herunter, bis kein deutlicher Umschlag erfolgte. Von Puffern, die diesem p_H-Bereich des Indikators entsprachen, fügte ich je einen kleinen Tropfen zu dem angetrockneten Indikatortröpfchen. Bei einem bestimmten p_H des Puffers entstand nun ein Farbton, der dem von Indikator plus ausgequetschtem Gewebesaft entsprach. Auf diese Weise konnte ich die Bestimmung des p_H auf 0,1 bis 0,3 genau durchführen.

Zur Herstellung der Pufferlösungen für die Diosmotika verwendete ich eine Pufferreihe nach STRUGGER (1938 b, S. 254).

Je 10 ccm der Stammlösungen, nämlich n/10 HCl, 1/15 mol prim. Kaliumphosphat, 1/15 mol sek. Natriumphosphat, 1/15 mol tert. Natriumphosphat (sämtliche

Chemikalien von Merck) wurden in verschiedenen Kombinationen mit 90 ccm aqua bidestillata zu 100 ccm aufgefüllt und ergaben dann eine Reihe von $p_H = 3{,}51$ bis $p_H = 11{,}14$ (vgl. STRUGGER S. 255, Tab. 1).

Harnstoff und Glyzerin wurden im Meßkölbchen eingewogen und dann die Pufferlösungen aufgefüllt. Dabei wirkten die Puffer der Lösung nahezu in der gleichen Konzentration, wie die vorangehenden Messungen zeigten.

Für die Bestimmung der Zellreaktion verwendete ich Indikatoren nach CLARK (Merck) und zwar:

%	Indikator	Farbumschlag	p_H
0,04	Thymolblau	rot — gelb	1,2 — 2,8
0,04	Bromphenolblau	gelb — blau	3,0 — 4,6
0,02	Methylrot	rot — gelb	4,4 — 6,0
0,04	Bromkresolpurpur	gelb — purpurn	5,2 — 6,8
0,04	Bromthymolblau	gelb — blau	6,0 — 7,6
0,02	Phenolrot	gelb — rot	6,8 — 8,4
0,02	Kresolrot	gelb — rot	7,2 — 8,8
0,04	Thymolblau	gelb — blau	8,0 — 9,6
0,02	Kresolphtalein	farblos — rot	8,2 — 9,8

Als Pufferreihen, die auf 0,1 bis 0,4 genau abgestimmt waren, dienten hier für $p_H = 1{,}0$ bis 3,6 Sörensche Glykokoll - Salzsäure - Gemische, für $p_H = 3{,}6$ bis 5,6 Walpole - Gemische aus m/5 Essigsäure und m/5 Natriumazetat und für $pH = 5{,}2$ bis 8,0 Sörensche Phosphat - Gemische aus m/15 sek. Na - Phosphat und m/15 prim. K - Phosphat (vgl. MISLOWITZER 1928).

Die p_H - Bestimmung der Lösungen wurde, soweit der p_H - Wert unter 8 lag, mit der Chinhydronelektrode (mit Ionometer von LAUTENSCHLÄGER), für p_H - Werte über 8 mit dem Hellige - Komparator durchgeführt.

III. Versuche.

Tradescantia elongata G. F. W. Meyer.

Das Material ist das gleiche, mit dem HÖFLER (1918/19) die Permeabilität für Salze, HOFMEISTER (1935) die spezifischen Reihen usw., KREUZ (1941) die Salzwirkung auf die Harnstoff- und Glyzerinpermeabilität, GERM (1932) die Systrophe untersucht haben. Die verwendeten Exemplare von *Tradescantia elongata* stammten von Topfkulturen aus dem Glashaus des Pflanzenphysiologischen Institutes. Stets wurden die an das Stranggewebe grenzenden gestreckten Grundgewebszellen des Stengels und die Zellen der dritten und vierten nächstinneren Reihen verwendet, die sich durch besonders gut meßbare Form von den übrigen Zellen unterschieden. Die Rosafärbung der Zellsäfte gestattete ein leichtes und sicheres Messen. Die Zellen vertragen ein lange dauerndes Wässern und auch vielstündigen Aufenthalt in den Lösungen gut, und da ich wie auch bei allen übrigen Objekten stets Sorge trug, daß oberhalb und unterhalb der zu untersuchenden Zellen mindestens eine Zellschichte noch lebte, war eine Wundwirkung ausgeschaltet.

Der p_H-Wert der Zellen betrug 6,9.

In jedem Schnitt wurden wie bei den weiteren Objekten stets 8 bis 10 Zellen untersucht. Die Ausdehnung der Protoplasten erfolgte recht gleichmäßig, die Streuung war klein, so daß recht gut brauchbare Mittelwerte festgestellt werden konnten.

Das verschiedentliche und eigenartige Verhalten der Zellen von *Tradescantia elongata* in den einzelnen p_H-Bereichen ist interessant und außerordentlich kennzeichnend. Ich will deshalb hier die Versuche im einzelnen besprechen. Jeder Schnitt wurde 12 Stunden in den jeweiligen Pufferlösungen belassen und im Puffer entlüftet, bevor die Schnitte in die Plasmolytika eingetragen wurden. Die Versuchsreihe erstreckte sich über die Zeit vom 12. April bis 6. Mai 1940.

Tabelle 3. *Tradescantia elongata.* C = 0,5 mol.

		R	Messung	T	ΔG	P'	n
$p_H = 3{,}5$ 30. 4. 40 t = 19,5°C	Harnstoff:	1h35'	1—2	51'	0,0129	0,013	7
			2—3	53'	0,019		
	Glyzerin:	1h45'	1—2	60'	0,021	0,026	12
			2—3	60'	0,036		
			3—4	60'	0,030		
$p_H = 4{,}7$ 12. 4. 40 t = 18,5°C	Harnstoff:	2h 1'	1—2	60,5'	0,0201	0,0234	7
			2—3	59,5'	0,0176		
			3—4	61,0'	0,0367		
	Glyzerin:	2h 5'	1—2	60,5'	0,0730	0,0754	8
			2—3	57,0'	0,0822		
$p_H = 5{,}6$ 30. 4. 40 t = 20° C	Harnstoff:	2h 7'	1—2	60,0'	0,0233	0,0284	6
			2—3	60,5'	0,0395		
			3—4	59,5'	0,0473		
	Glyzerin:	1h36'	1—2	61,5'	0,0372	0,0436	12
			2—3	59,0'	0,0305		
			3—4	64,5'	0,0275		

Im ersten Versuch bei $p_H = 3{,}5$ sind die Lösungen stark sauer und an der Grenze des p_H-Bereiches, der vom Objekt ertragen wird. Wir müssen die Erscheinungen, die die Zellen in dieser Pufferlösung zeigen, auch qualitativ betrachten. Sowohl in den Harnstoff- als auch in den Glyzerinversuchen stirbt ein Teil der Parenchymzellen während der Versuche ab. Immerhin bleiben aber doch noch genügend Zellen des Schnittes am Leben, so daß die Weiterführung des Versuches möglich ist.

Die nekrotische Wirkung der H'-Ionen tritt nun interessanterweise im Harnstoff zeitlich früher und stärker auf als bei Glyzerin. Schon binnen drei Stunden nach Eintragen des Schnittes in Harnstoff stirbt etwa $^1/_3$ der untersuchten Zellen, nach einer weiteren Stunde ein weiteres Drittel ab, so daß am Ende des Versuches rund $^1/_3$ noch lebt. Bei diesen lebenden Protoplasten findet man noch stark konvexe Plasmolyse, jedoch nie Systrophe. Bemerkenswert ist auch, daß die Protoplaste in der Harnstofflösung sich unmittelbar vor dem Zelltod rasch ausdehnen, jedenfalls infolge pathologischer Permeabilitätserhöhung.

Bei Glyzerin zeigen sich andere Verhältnisse. Hier lebt während der Versuchsdauer die Mehrzahl der Zellen, ein geringer Teil jedoch, meist $^1/_4$ oder $^1/_3$, fällt nach dreistündiger Versuchsdauer dem Tode

anheim. Die verstärkte Ausdehnung des Protoplasten knapp vor dem Tode wird in Glyzerin nicht beobachtet. Systrophe war in den meisten Zellen deutlich zu beobachten, was darauf hinweist, daß Glyzerin in saurer Lösung minder schädlich als der Harnstoff auf die Protoplasten einwirkt.

Bei $p_H = 4{,}7$ waren die Protoplasten nach zwei Stunden rund; da die Rückdehnung langsam erfolgte, betrugen die Meßintervalle eine Stunde. Die Vitalität der Zellen war bei den Harnstoff- und Glyzerinversuchen 100 %. Die Zellen blieben während des ganzen Versuches am Leben. In der Harnstofflösung erfolgte die Ausdehnung der Protoplasten deutlich rascher als bei p_H 3,5. Um mich zu überzeugen, ob die Ausdehnungsgeschwindigkeit der anthokyanhältigen Protoplasten von den farblosen abweicht, untersuchte ich auch Markgewebszellen. Es ergab sich, daß die Rückdehnung ziemlich gleich schnell erfolgte. Am Ende des Versuches waren alle Zellen noch plasmolysiert und einige wiesen auch Systrophe auf. Ich trug die Schnitte in eine Rohrzuckerlösung; nach 24 Stunden lebten hier alle Zellen des ganzen Schnittes und zeigten Systrophe.

In Glyzerin ergab sich eine etwas höhere Ausdehnungsgeschwindigkeit als in Harnstoff. In den Markgewebszellen fand ich auch hier die Ausdehnungsgeschwindigkeit fast gleich hoch. Bei nachträglicher Plasmolyse in Rohrzucker erwiesen sich nach 24 Stunden alle Zellen als lebend. Bei $p_H = 5{,}6$ betrug die Rundungszeit ca. zwei Stunden. Die Zellen blieben sowohl in der Harnstoff- als auch in der Glyzerinösung intakt und ließen Systrophe eintreten.

Tabelle 4 *Tradescantia elongata.* $p_H = 6{,}4$ bis $p_H = 8{,}1$. C = 0,5 mol.

		R	Messung	T	Δ G	P′	n
	Harnstoff:	2h 9′	1—2	50,5′	0,0341	0,042	12
			2—3	55,0′	0,0243		
$p_H = 6{,}4$			3–4	55,0′	0,0294		
24. 4. 40	Glyzerin:	2h12′	1—2	52,5′	0,0313	0,0389	12
t = 20° C			2—3	49,0′	0,0431		
			3—4	51,0′	0,0155		
	Harnstoff:	1h33′	1–2	61,0′	0,0182	0,0207	12
			2—3	58,5′	0,0148		
$p_H = 7{,}1$			3–4	62,0′	0,0147		
6. 5. 40	Glyzerin:	1h33′	1—2	61,75′	0,0542	0,0565	12
t = 16,5° C			2—3	58,25′	0,0489		
			3—4	68,50′	0,0566		
	Harnstoff:	1h 4′	1—2	8,75′	0,208	0,287	9
			2—3	8,25′	0,099		
$p_H = 8{,}1$			3—4	9,50′	0,245		
19. 4. 40	Glyzerin:	34′	1—2	5,50′	0,344	0,5531	7
t = 18° C			2–3	5,75′	0,228		
			3–4	5,25′	0,287		

In $p_H = 6{,}4$ betrug ebenfalls die Rundungszeit zwei Stunden. Dagegen liegen die Mittelwerte in den Glyzerinversuchen so hoch wie bei $p_H = 5{,}6$. Sowohl im Harnstoff als auch im Glyzerin blieben die Zellen voll lebenskräftig. In Rohrzucker übertragen, zeigten sie alle nach 24 Stunden Plasmolyse.

In $p_H = 7{,}1$ ist die Rundung im Harnstoff und Glyzerin schon nach $1^1/_2$ Stunden vollendet. Die Permeabilität für Glyzerin liegt auch hier deutlich höher als für Harnstoff. Systrophe trat überall ein. Charakteristisch für den Bereich $p_H = 6{,}4$ bis $p_H = 7{,}1$ ist, daß die Harnstoff- und Glyzerinpermeabilität etwas sinkt.

Sie steigt aber dann im alkalischem Bereich wieder sehr stark an. Alsbald nach dem Einlegen in die Lösung von $p_H = 8{,}1$ beginnt die Abrundung der Protoplasten, so daß ich die Messung nach $1^1/_2$ Stunden ansetzen konnte. Die Permeabilität lag nun in diesem p_H-Bereich hoch. Die Messungen konnten schon in Intervallen von 5 bis 6 Minuten erfolgen. In der Harnstofflösung zeigt sich bei Meßintervallen von 10 Minuten die Permeabilität relativ ähnlich wie in der Glyzerinlösung. In den Markgewebszellen blieb die Wiederausdehnung gegenüber den Versuchszellen etwas zurück.

Charakteristisch für diese Pflanze ist, daß mit der Erhöhung des Alkalitätsgrades auf $p_H = 10{,}1$ und auf $p_H = 11{,}1$ die Permeabilität weiter steigt.

Tabelle 5. *Tradescantia elongata.* C = 0,5 mol. $p_H = 10{,}1$—$11{,}1$. $t = 19°$ C.

		R	Messung	T	ΔG	P'	n
$p_H = 10{,}1$ 19. 4. 40	Harnstoff:	36'	1—2	8,25'	0,380	0,620	10
			2—3	11,00'	0,261		
			3—4	11,00'	0,349		
	Glyzerin:	12'	1—2	7,50'	0,287	0,3345	8
			2—3	6,00'	0,588		
			3—4	5,50'	0,393		
$p_H = 11{,}1$ 24. 4. 40	Harnstoff:	42'	1—2	2'	0,780	0,824	5
			2—3	2'	0,720		
	Glyzerin:	34'	1—2	2,5'	0,442	0,458	7
			2—3	2,0'	0,597		
			3—4	4'	0,332		

Während in den anderen p_H-Bereichen die Permeabilität in der Glyzerinlösung stets höher oder zumindest gleich hoch wie in der Harnstofflösung war, übersteigt nun die Harnstoff- die Glyzerinkurve.

Diese stark alkalische Lösung wird von den *Tradescantia*-Zellen noch verhältnismäßig gut ertragen. Ich übertrug die Schnitte nach einem ca. 50 Minuten langen Aufenthalt in dem Plasmolytikum in eine Rohrzuckerlösung. Nach 24 Stunden waren fast alle Zellen des ganzen Schnittes

am Leben, was eine recht hohe Alkaliresistenz der Zellen beweist.

Zusammenfassend ergibt sich, daß bei Stengelzellen von *Tradescantia elongata* die Permeabilität für Harnstoff und Glyzerin mit zunehmender Alkalität der Lösung stark ansteigt (Abb. 1). Im Neutralbereich bei $p_H = 6{,}4$ bis $p_H = 7{,}1$ findet sich in der Kurve ein deutliches Minimum (Abb. 2 u. 3). Abbildung 1 zeigt Ergebnisse von Tagesversuchsreihen, wobei nur einige wenige p_H-Bereiche zur Untersuchung kamen. Die Gesamtwertung über alle p_H-Bereiche geben die Abb. 2 und 3 wieder.

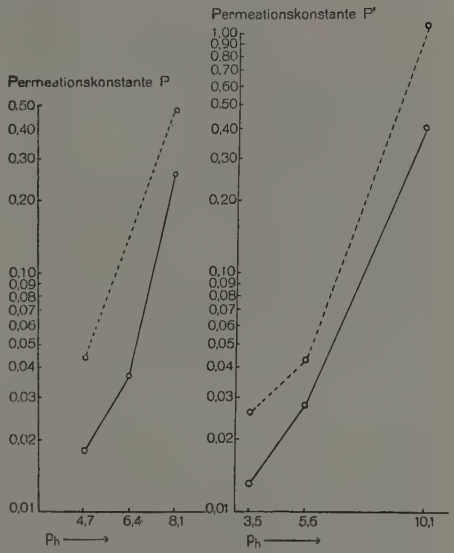

Abb. 1. Tradescantia elongata. Versuche vom 17. 4. und 30. 4. 1940. Glyzerin ---------- Harnstoff ——————

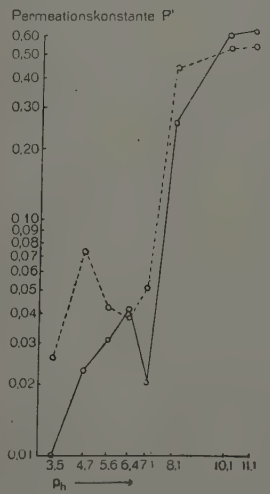

Abb. 2. Tradescantia elongata. Glyzerin ---------- Harnstoff ——————

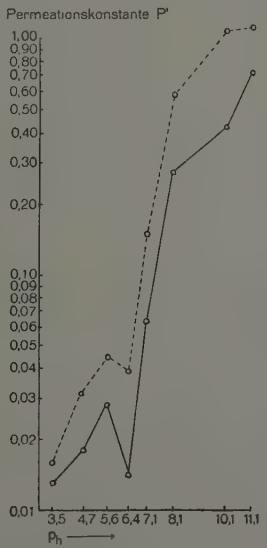

Abb. 3. Tradescantia elongata. Glyzerin ---------- Harnstoff ——————

Majanthemum bifolium D.C.

Da diese Pflanze HÖFLER (1926, 1930, 1934) schon eingehend behandelt hat, konnte ich mir seine Erfahrungen zu Nutze machen und auf ihnen weiter bauen.

Wichtig für die Technik plasmometrischer Versuche mit *Majanthemum* ist die geringe Wasserpermeabilität dieses Objektes (HUBER u. HÖFLER 1930), die das osmotische Gleichgewicht erst spät, im allgemeinen nach 20 bis 30 Minuten zustande kommen läßt. Die Rundung der Protoplasten, die von HÖFLER bei $p_H = 4{,}5$—$5{,}6$ beobachtet wurde, erfolgt sehr rasch und oft noch vor Beendigung der Plasmolysekontraktion, so daß hier aus der erreichten vollzogenen Konvexform noch nicht auf die Erreichung osmotischen Gleichgewichtes geschlossen werden darf. Und gerade diese vorzeitige Rundung machte das Objekt so besonders günstig für quantitative Messungen des Plasmolyseeintrittes und der Wasserpermeabilität. Auch ich fand oft, daß von der 10. bis 20. oder 20. bis 25. Minute der Plasmolysegrad noch leicht zunimmt. Dann dürfen natürlich erst die folgenden Intervalle für die Wertung der Permeabilität verwendet werden.

Ich verwendete Freilandmaterial aus Rekawinkel, in der Sandsteinzone des Wienerwaldes gelegen. Die Pflanzen standen dort im lichten Randteil eines (aufgeforsteten) Fichtenbestandes. Ich brachte sie samt Wurzel und Erdballen in einer mit feuchtem Filterpapier ausgeschlagenen Blechdose in das Institut, topfte sie ein, überdeckte sie mit einem Glassturz so, daß der Luftzutritt gesichert war, und hielt sie im Kalthaus oder Versuchsraum des Institutes.

Majanthemum bifolium wird im Wiener Institut seit Jahren als Versuchsobjekt in dem „Protoplasma-Praktikum" verwendet, und es hat sich dauernd gezeigt, daß das Material bei der angegebenen Wartung brauchbar bleibt und durch mehrere Tage die normalen Permeabilitätswerte liefert. Für meine Versuche verwendete ich wie HÖFLER „die subepidermalen Parenchymzellen vom basalen Stengelteil abgeblühter oder fruchtender Pflänzchen". Man erkennt diese Zone sehr leicht schon mit freiem Auge an der roten Sprenkelung, die von anthokyanhältigen Zellen im Hypoderm herrührt. Der Hauptvorteil dieser Zellen liegt erstens darin, daß sie eine angenehme Größe besitzen, und zweitens, daß man sie sehr leicht wiederfinden kann, wenn man die roten Zellgruppen als Marken verwendet. Besteht aber bei schädigendem c_H die Gefahr, daß die Zellen während der Versuche absterben, tut man besser, sich vom Beginn an nach der Lage der Spaltöffnungen im Gewebe zu orientieren.

Ich wässerte die Schnitte 2 bis 5 Stunden lang in der jeweiligen Pufferlösung und entlüftete sie in dieser, bevor ich sie in die Versuchslösung eintrug. Längeres Wässern vermied ich, denn dies ist bei den zu früher Rundung neigenden Protoplasten von *Majanthemum* ganz unnötig.

Wo es mir auf strengen Vergleich der Präparate ankam, fertigte ich aus einem Längsschnitt Schnitthälften oder auch drei Teile an. In diesen Schwesterschnitten untersuchte ich Zellen aus den gleichen oder benachbarten Längsreihen.

Der p_H-Wert der Abziehstreifen, die Epidermis und Hypoderm umfaßten, war 5,5.

Über den Lebenszustand der *Majanthemum*-Zellen in den abgestuften p_H-Bereichen läßt sich im einzelnen folgendes aussagen:

$p_H = 3{,}5$: Während des Versuches waren die Zellen trotz des hohen Säuregrades sowohl in der Harnstoff- als auch in der Glyzerinlösung relativ lebenskräftig, so daß ich die Messungen für die Δ G-Werte in diesem Bereiche gut auswerten konnte.

Das Verhalten in der Harnstofflösung war folgendes: Die Rundung erfolgte hier in der Säurelösung relativ spät. Die Rundungszeit betrug durchschnittlich 20 bis 30 Minuten, in manchen Versuchen war sie kürzer. Während der Dauer von drei Messungen, deren Intervalle 10 Minuten betrugen, dehnten sich die Protoplasten einigermaßen gleichmäßig aus. Bei der vierten Messung waren ungefähr 50 % der gemessenen Zellen tot; nur wenige Zellen des ganzen Schnittes am Leben. Diese zeigten noch Plasmolyse, einige Grenzplasmolyse. Systrophe war nirgends zu beobachten.

In der Glyzerinlösung betrug die Rundungszeit ebenfalls 20—30 Minuten. Während des Versuches lebten die Zellen, und die Protoplasten dehnten sich gleichmäßig aus. Bei der vierten Messung waren nur mehr 30% der untersuchten Zellen am Leben. Im übrigen Schnitt lebten ebenfalls nur sehr wenige Zellen; sie waren noch plasmolysiert und zeigten keine Systrophe.

$p_H = 4{,}7$: Hier blieben die Zellen auch nach dem Versuch in der Harnstofflösung voll lebenskräftig, denn bei Beobachtung desselben Schnittes, nach eintägigem Lagern in Rohrzucker, waren alle Zellen am Leben. Die Ausdehnung war regelmäßig! In einem Versuch allerdings stieg die Permeabilität zwischen der zweiten und dritten Messung wesentlich an, so daß schon bereits Deplasmolyse zu beobachten war. In der Glyzerinlösung lebten von den Zellen ebenso wie in der Harnstofflösung fast 100%. Bei Versuchsende lebten auch im ganzen Schnitt die Zellen. Systrophe trat indes weder in der Harnstoff- noch in der Glyzerinlösung ein.

$p_H = 5{,}6$: Hier blieben alle Zellen sowohl in Harnstoff als auch in Glyzerin während des Versuches und nach dem Versuch voll lebenskräftig. Systrophe trat nicht ein. Die Schnitte wurden in Rohrzuckerlösung von $p_H = 5{,}6$ übertragen und dort nach einem Tag untersucht; alle Zellen lebten und zeigten Systrophe.

$p_H = 6{,}4$: In diesem p_H-Bereich lebten die Zellen des ganzen Schnittes in der Harnstoff- und Glyzerinlösung nach dem Versuch weiter, und alle Zellen zeigten bereits am Ende der letzten Messung, die ungefähr eine Stunde nach dem Einlegen in das Plasmolytikum erfolgte, Systrophe. Während also in den sauren Lösungen die Systrophe ausbleibt oder stark gehemmt ist, tritt sie hier bei $p_H = 6{,}4$ zum ersten Male in der Reihe auch in Harnstoff bzw. Glyzerin zu normaler Zeit ein.

$p_H = 7{,}1$: In Harnstoff und Glyzerin lebten alle Zellen nach dem Versuch weiter und zeigten Systrophe, ebenso noch nach eintägigem Lagern in Rohrzucker.

$p_H = 8{,}1$: Sowohl in der Harnstoff- als auch in der Glyzerinlösung blieben die Zellen vollkommen intakt. Bei der vierten Messung, also ungefähr 50 Minuten nach dem Einlegen, waren bereits in den meisten Versuchen die Zellen deplasmolysiert. Ich trug die Schnitte nach dem Versuch in eine Rohrzuckerlösung und konnte am nächsten Tag feststellen, daß die Zellen lebten.

$p_H = 10{,}1$: Dieser ziemlich hohe Grad der Alkalität schadete den *Majanthemum*-Präparaten in der Harnstoff- und Glyzerinlösung nicht. Die Zellen lebten nach dem Versuch weiter und waren zum Teil noch plasmolysiert. Der Großteil der Zellen war aber schon deplasmolysiert.

$p_H = 11{,}1$: In diesem Bereich rundeten sich die Protoplasten sofort ab und erreichten schon nach 8 bis 10 Minuten Endplasmolyse. Da die Ausdehnung in der

Harnstoff- und Glyzerinlösung sehr rasch vor sich ging, betrugen die Meßintervalle ein bis zwei Minuten.

Permeabilität: Was nun die Permeabilität der Zellen in ihrer Abhängigkeit vom c_H selbst betrifft, so tritt mit ganzer Klarheit der Anstieg von der sauren nach der alkalischen Seite hervor. Ich bringe als Beispiel einige Einzelversuche, wo in Schwesterschnitten, bzw. Teilen desselben Längsschnittes zur gleichen Zeit die Permeabilität bei verschiedenen p_H-Werten gemessen wurde.

Tabelle 6. *Majanthemum bifolium.* 1939. Harnstoff, C = 0,85 mol.

p_H	Datum	Temp.	R	Messung	T	ΔG	P′	n
3,5	16. 9.	21°	17′	1—2	11′	0,0971	0,103	7
				2—3	8,5′	0,0917		
5,6	14. 9.	22,5°	10′	1—2	10,5′	0,1385	0,148	11
				2—3	11′	0,133		
				3—4	9′	0,236		
7,1	14. 9.	20°	20′	1—2	12′	0,2305	0,276	9
				2—3	9′	0,3133		
				3—4	11′	0,2883		
3,5	12. 9.	23,5°	12′	1—2	8,5′	0,0918	0,0975	4
				2—3	12,5′	0,0384		
3,5	28. 9.	18°	22′	1—2	9,25′	0,0842	0,0862	4
				2—3	10,5′	0,131		
				3—4	9,5′	0,042		
6,4	28. 9.	18°	29′	1—2	10,75′	0,106	0,107	10
				2—3	8,75′	0,137		
				3—4	11′	0,160		
4,7	27. 9.	18,5°	16′	1—2	8,5′	0,0846	0,106	7
				2—3	9 5′	0,0442		
				3—4	11,25′	0,062		
11,1	27. 9.	18,5°	7′	1—2	2,25′	0,770	0,781	10
				2—3	1′	1,914		
				3—4	1,25′	1,18		
8,1	12. 9.	23,5°	18′	1—2	9,0′	0,216	0,250	10
				2—3	10,25′	0,410		
10,1	18. 8.	21°	4′	1—2	4,75′	0,476	0,483	12
				2—3	3,5′	0,594		
				3—4	2,25′	0,954		
10,1	12. 9.	23,5°	13′	1—2	8,75′	0,328	0,409	10
				2—3	11′	0,369		
11,1	18. 8.	21°	8′	1—2	3,25′	0,522	0,667	10
				2—3	1′	1,68		
				3—4	1,25′	1,32		

Wir sehen, verglichen mit den Normalwerten der Permeabilität bei $p_H = 5{,}6$, eine bedeutende Hemmung der Durchlässigkeit bei $p_H = 3{,}5$, die sicher weit außerhalb der Fehlergrenzen und Schwankungen liegt. Der Unterschied der bei $p_H = 5{,}6$ und $p_H = 7{,}1$ gemessenen Werte mag größer als in anderen Fällen sein.

Der Vergleich des Versuches bei $p_H = 4{,}7$ mit dem Versuch bei $p_H = 11{,}1$ ergibt unverkennbar, daß die Permeabilität bei alkalischem Reaktionsverlauf ganz bedeutend zunimmt.

Für Glyzerin seien einige Versuchsreihen bei verschiedenem p_H mitgeteilt. Wieder zeigt sich ein ganz bedeutender Anstieg vom sauren zum neutralen und weiter zum alkalischen Bereich.

Tabelle 7. *Majanthemum bifolium.* 1939. Glyzerin, C = 0,85 mol.

p_H	Datum	Temp.	R	Messung	T	ΔG	P′	n
3,5	28. 9.	18°	35′	1—2	9′	0,0362	0,0372	7
				2—3	11′	0,0265		
4,7	27. 9.	18,5°	46′	1—2	9,5′	0,0574	0,0617	10
				2—3	11,5′	0,0484		
				3—4	11,5′	0,0855		
6,4	28. 9.	18°	24′	1—2	10′	0,0498	0,0503	7
				2—3	10 5′	0,0571		
8,1	17. 8.	20,8°	29′	1—2	8,25′	0,0099	0,1005	10
				2—3	9,75′	0,0952		
				3—4	9,25′	0,166		
8,1	27. 9.	18,5°	26′	1—2	10,5′	0,155	0,1775	10
				2—3	9,5′	0,096		
				3—4	10′	0,0906		
10,1	17. 8.	20,8°	29′	1—2	11′	0,1545	0,187	10
				2—3	8,5′	0,188		
				3—4	10′	0,214		
10,1	18. 8.	21°	29′	1—2	5,5′	0,1673	0,185	10
				2—3	8′	0,1165		
				3—4	11,5′	0,1295		
11,1	18. 8.	21°	11′	1—2	1,25′	0,855	0,869	11
				2—3	2′	0,859		
				3—4	2,	1,055		
11,1	27. 9.	18,5°	10′	1—2	2,25′	0,617	0,626	9
				2—3	2′	1,008		
				3—4	2,5′	0,852		

Majanthemum bifolium gehört bekanntlich dem „Normaltypus" (*Chara* - *Majanthemum* - Typus, Collander - Bärlund 1933; Höfler 1934b, 1942) an, bei welchem Harnstoff schneller als das Glyzerin permeiert.

Den Quotienten der P - Werte fand Höfler

$$\frac{p_H}{p_{Gl}} = \frac{18{,}3}{6{,}6} = 2{,}77$$

Wenn Unterschiede der Quotienten $Q_{H/G}$ vorhanden sind, so waren diese im schwach sauren Bereich (Normalbereich) $p_H = 5{,}6$ bis 6,4 größer, das heißt, die Harnstoffdurchlässigkeit ist hier stärker überlegen als in den übrigen Kurventeilen. Doch sind solche Schwankungen

nicht sicher faßbar. Erst im extrem alkalischen Bereich ($p_H = 11{,}1$) steigt der Glyzerinwert auf die Höhe des Harnstoffwertes an.

Ich gebe zum Abschluß eine graphische Gesamtübersicht über alle von mir gemessenen Harnstoff- und Glyzerinwerte (Abb. 4). Sie zeigt, trotz aller selbstverständlichen Unterschiede, die mit der ungleichen Temperatur und dem unterschiedlichen Alter zusammenhängen, mit großer Klarheit die Zunahme der Permeabilität vom sauren ($p_H = 4{,}7, 5{,}6$) zum neutralen ($p_H = 7{,}1$) Bereich und den außerordentlichen Anstieg vom neutralen zum alkalischen ($p_H = 11{,}1$) Bereich. Daß dieser Anstieg der Permeabilität vom sauren zum alkalischen Bereich als Grundgesetzmäßigkeit die c_H-Abhängigkeit der Permeabilität beherrscht, steht wohl ganz außer Zweifel. Die Größe der Unterschiede der Durchschnittswerte umfassen schon zwischen $p_H = 3{,}5$ und $p_H = 10{,}1$ nahezu eine Größenordnung. Der noch höhere Anstieg der Permeabilität im extrem alkalischen Bereich ($p_H = 11{,}1$) dürfte wohl außerhalb der physiologischen Grenzen liegen.

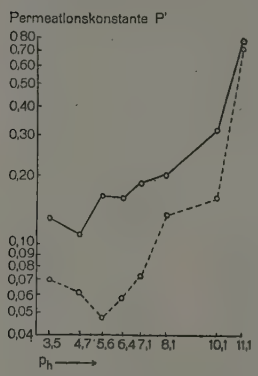

Abb. 4.
Majanthemum bifolium.
Glyzerin --------
Harnstoff ———

Muscari racemosum D. C.

Als weiteres Objekt diente mir *Muscari racemosum*, das von HOFMEISTER (1935) erstmalig verwendet wurde. Auch ich beobachtete wie HOFMEISTER die subepidermalen Zellen an der Basis des Blütenschaftes. Sie sind sehr regelmäßig geformt, in der Aufsicht rechteckig prismatisch und anthokyanhältig.

Meine Versuchspflanzen stammten aus der Reservation des Mödlinger Frauensteins, wo sie in der Übergangszone von Schwarzföhrenwald und Trockenwiese zahlreich vorkamen. Diese beiden Assoziationen (Seslerio — Pinetum nigrae und Fumano — Stipetum (vgl. WAGNER 1941) wurden in den Arbeiten von HÄRTEL 1936, MIGSCH und W. ROTTENBURG einer genauen ökologischen Untersuchung unterzogen. Ich bekam die Pflanzen fast täglich frisch, mit den Zwiebeln und den sie umgebenden Erdballen ausgegraben, und hielt sie unter einem Glassturz im feuchten Raum.

Die p_H-Messung in der abgezogenen Epidermis ergab ein p_H von 5,9. Das Hypoderm ließ sich für die Untersuchung nicht isolieren.

Wieder arbeitete ich mit Schnitthälften. Die Schnitte wurden vor der Plasmolyse 30 Minuten in den Pufferlösungen gewässert.

Die Versuche dauerten vom 15. April bis zum 10. Mai 1939.

Die c_H-Abhängigkeit ist im allgemeinen ähnlich wie bei *Majanthemum*, d. h. die Durchschnittsgeschwindigkeit nahm vom sauren zum alkalischen Bereich zu.

Die Rundungszeiten betrugen im sauren Bereich 20 bis 30 Minuten, im stark alkalischen aber nur 10 bis 15 Minuten. Also wurde das Plasma durch die Einwirkung alkalischer Lösungen wohl weniger viskos. In der Plasmolyseform in den einzelnen p_H-Bereichen traten keine wesentlichen Abänderungen auf. Der Protoplast hob sich in eckiger Form von der Zellwand, rundete sich aber dann an den Ecken bald ab.

Im ganzen untersuchten p_H-Bereich blieben die Zellen während und am Ende jeden Versuches sowohl in der Harnstoff- als auch in der Glyzerinlösung zu 100 % am Leben. Nach Beendigung der Messung trug ich die Schnitte zur Plasmolyse in eine 1,05molare Traubenzuckerlösung ein. Die Subepidermis lebte nach eintägigem Lagern in dieser Lösung vollständig, und die Zellen zeigten Systrophe, nachdem neuerliche Plasmolyse eingetreten war, während die Epidermiszellen die Einwirkung der p_H-Lösungen nicht so gut zu vertragen schienen und zum Teil tot waren.

Ich bringe zunächst eine Versuchsreihe, die ich mit Harnstoff an einem Tag, und zwar am 24. 4. 39, durchführte, in Form einer Tabelle zur Darstellung.

Tabelle 8. *Muscari racemosum.* 1,1 mol Harnstoff, $n = 10$. $t = 18°$ C.

p_H	R	Messung	T	ΔG
3,5	18′	1—2	11,5′	0,221
		2—3	8,5′	0,230
4,7	20′	1—2	12′	0,31
		2—3	6,5′	0,4
5,6	21′	1—2	13′	0,331
		2—3	10′	0,277
7,1	27′	1—2	6,5′	0,372
		2—3	7,0′	0,365
10,1	10′	1—2	3′	0,437
		2—3	3′	0,407
		3—4	3′	0,398

Die Zunahme vom sauren zum alkalischen Bereich ist vorhanden, aber bei weitem nicht so stark wie bei *Majanthemum*. Zwischen $p_H = 4,7$ und $p_H = 10,1$ ändern sich hier die Werte sogar kaum, nur bei $p_H = 3,5$ ist der Wert deutlich niedriger.

Ich bringe noch weitere Harnstoffversuchsreihen, bei denen jeweils am selben Tag mehrere p_H-Werte an gut vergleichbaren Schnitten untersucht wurden.

Tabelle 9. *Muscari racemosum.* 1939. 1,1 mol Harnstoff.

Datum	p_H	R	1—2 Messung ΔG (T)	2—3 Messung ΔG (T)	3—4 Messung ΔG (T)
5. 5.	3,5	27′	0,176 (5)	0,224 (5)	
5. 5.	4,7	31′	0,333 (4)	0,206 (6,5)	0,231 (5,5)
21. 4.	5,6	23′	0,234 (12,5)	0,314 (9)	
21. 4.	6,4	19′	0,390 (11,5)	0,300 (10)	0,294 (10)
28. 4.	7,1	25′	0,305 (5)	0,320 (6)	
5. 5.	7,1	56′	0,335 (4,5)	0,325 (4,5)	0,299 (5)
28. 4.	8,1	9′	0,610 (4,5)	0,410 (6,5)	0,605 (5)
21. 4.	10,1	11′	0,640 (2,5)	0,580 (3,5)	0,668 (5)
28. 4.	11,1	10′	0,640 (3,5)	0,649 (4,5)	0,755 (4,5)

21. 4. 39, $t = 19{,}5°$ C; 28. 4. 39, $t = 20°$ C; 5. 5. 39, $t = 18°$ C.

Man sieht, daß die Werte im großen und ganzen von $p_H = 4{,}7$ bis $p_H = 7{,}1$ ungefähr gleich bleiben, sodann nach der alkalischen Seite im allgemeinen mäßig ansteigen. Bei $p_H = 3{,}5$ ist die Permeation recht deutlich gehemmt.

Die Permeabilität für Glyzerin habe ich ebenso ausführlich untersucht. Die folgende Tabelle gibt die Ergebnisse in der gleichen Weise wieder.

Tabelle 10. *Muscari racemosum.* 1939. 1 mol Glyzerin.

Datum	p_H	R	1—2 Messung ΔG (T)	2—3 Messung ΔG (T)	3—4 Messung ΔG (T)
3. 5.	3,5	29′	0,333 (4,5)	0,223 (5)	0,240 (5,5)
5. 5.	3,5	23′	0,270 (5)	0,210 (4,5)	
5. 5.	4,7	37′	0,245 (5,5)	0,220 (4,5)	0,199 (7)
21. 4.	5,6	10′	0,275 (12)	0,236 (12)	0,266 (8)
21. 4.	6,4	11′	0,215 (15,5)	0,324 (5)	0,269 (10)
5. 5.	7,1	14′	0,239 (4,5)	0,200 (5,25)	0,270 (5 5)
21. 4.	10,1	10′	0,758 (2,5)	0,425 (4)	0,782 (2)
3. 5.	11,1	10′	0,640 (3)	0,580 (2)	0,668 (2,5)
5. 5.	11,1	15′	1,440 (5)	0,760 (4)	0,630 (5,5)

21. 4. 39, $t = 19{,}5°$ C; 3. 5. 39, $t = 21°$ C; 5. 5. 39, $t = 18°$ C.

Die Permeabilität verläuft hier gleichmäßiger als bei *Majanthemum*, doch ist ein Anstieg im alkalischen Bereich deutlich. Die Permeabilitätsgröße bleibt doch im weiten p_H-Bereich ähnlich, zumindest in gleicher Größenordnung. Der Anstieg nach der alkalischen Seite erfolgt wie bei *Tradescantia*, doch ist das Maß der p_H-Abhängigkeit viel kleiner.

Campanula trachelium L.

Als für Harnstoff hochpermeables Objekt wählte ich die sehr regelmäßig geformten Zellen der Stengelepidermis dieser Pflanze, mit der auch KREUZ arbeitete, der den Einfluß von Calciumsalzen auf die Permeabilität der Stengelzellenprotoplasten für Harnstoff und Glyzerin untersuchte.

Bei plasmometrischen Bestimmungen an Protoplasten, die sich in Harnstoff rapid ausdehnen, muß man sich immer vergegenwärtigen, daß die Meßfehler viel größer sind. Es können Hemmungen der Rückdehnung durch rein mechanische Einflüsse eintreten, die einen Viskositätswiderstand des Plasmas anzeigen (vgl. HOFMEISTER 1935, S. 62). Durch das relativ niedrige Zahlenverhältnis der Harnstoff- zur Wasserpermeabilität ist oft der erste Plasmolyseeintritt schon stark durch die gleichzeitige Harnstoffendosmose beeinflußt oder verzögert, so daß es in dickeren Schnitten überhaupt zu keiner oder nur zu schwacher Plasmolyse kommt. Ebenso gibt es andere, die Messung störende Faktoren noch mehr.

Festzuhalten ist, daß bei beobachteter rascher Rückdehnung die wirkliche Permeabilität mindestens so groß wie die Rückdehnungskonstante ΔG, wahrscheinlich aber noch größer ist. Da die für die Kurven in Betracht kommenden Faktoren nicht voll zu übersehen sind, verzichte ich hier in meiner graphischen Darstellung auf die Berechnung von P′ und begnüge mich mit den ΔG-Werten, die die objektiv gemessenen Rückdehnungsgeschwindigkeiten wiedergeben.

Nach verschiedenen Versuchen im Frühling, von denen nur einige mitgeteilt werden, stammt meine Hauptversuchsreihe aus den Tagen vom 1. bis 3. Oktober 1940; diese will ich im folgenden genau behandeln. Die Pflanzen verschaffte ich mir aus einem Weingarten in Maria-Enzersdorf bei Wien. Schnitte wurden wie sonst gewässert und entlüftet.

Der p_H der abgezogenen ausgequetschten Epidermis betrug 5,6.

Rundungszeiten, Vitalität: Die Rundungszeit, vergleichend im sauren und alkalischen Bereich betrachtet, wies wesentliche Unterschiede sowohl in den Harnstoff- als auch in den Glyzerinversuchen auf. Im sauren Bereich zwischen $p_H = 3{,}5$ und $p_H = 6{,}4$ betrug sie in der Harnstofflösung durchschnittlich 3′, in der Glyzerinlösung 10′ bis 13′. Im alkalischen Bereich erhöhte sich die Rundungszeit in beiden Stoffen. Sie stieg im Harnstoff bei $p_H = 7{,}1$ auf 6′ und erreichte in den nächsthöheren alkalischen Bereichen 10′ bis 20′. In Glyzerin stieg sie sogar auf 30′ bis 40′.

In allen p_H-Bereichen trat in beiden Anelektrolyten zuerst eine konkave Abhebung des Plasmas ein. Bei $p_H = 8{,}1$ und $p_H = 10{,}1$ wurde das Plasma in der Harnstofflösung so viskos, daß es ziemlich lange durch dünne Plasmafäden mit der Zellwand verbunden blieb. In $p_H = 11{,}1$ trat aber in Glyzerin Konkavplasmolyse stark auf; die zuerst glatten Konturen des Protoplasten nahmen bald wellige Formen an, später legten sich die Protoplasten an die Wände an und wurden meßbar. Da sich bei rascher Rückdehnung die Protoplasten auch viel schneller runden, haben Unterschiede der Rundungszeiten bei hoch permeablen Objekten nicht nur in Viskositäts- sondern auch in Permeabilitätsunterschieden ihre Ursache.

Die Vitalität war in allen geprüften p_H-Bereichen für Harnstoff und Glyzerin während der relativ kurzen Versuchsdauer 100%.

Permeabilität: Die Rückdehnung der plasmolysierten Protoplasten im Harnstoff erfolgt rapid (vgl. KREUZ 1940, S. 18). Ich ver-

wendete die Konzentration von 2 Mol, um überhaupt mehrere Messungen nacheinander anstellen zu können. Im folgenden ein Beispiel.

Tabelle 11. *Campanula trachelium.* 2. 10. 1940. t = 16,5° C.

p_H		R	Messung	T	ΔG	n
5,6	**2 mol Harnstoff**	3′	1—2	1′	2,382	3
			2—3	0,5′	4,710	
			3—4	0,25′	3,360	
5,6	**1 mol Glyzerin**	18′	1—2	4,25′	0,440	5
			2—3	4,25′	0,426	
			3—4	3,75′	0,364	

Tabelle 12. *Campanula trachelium.*

Datum (1940)	C	p_H	1—2 Messung (T) ΔG		2—3 Messung (T) ΔG		3—4 Messung (T) ΔG	
1.10.	2 Ha	3,5	7,338 (1 Min.)		8,020 (1)			
	1 Gl			0,546 (3)		0,464 (3)		0,636 (3)
	2 Ha		3,960 (1)		2,916 (1)		3,162 (1)	
	1 Gl			0,890 (3)		0,460 (3)		0,4332 (5)
	2 Ha	4,7	3,882 (1)		3,000 (1)		4,458 (1)	
	1 Gl			0,548 (3)		0,536 (3)		0,734 (3)
	2 Ha		2,850 (1)		3,540 (0,5)		3,000 (0,25)	
	1 Gl			0,624 (2)		0,786 (2)		0,678 (2)
2.10.	2 Ha	5,6	2,382 (1)		4,710 (0,5)		3,360 (0,25)	
	1 Gl			0,440 (4,25)		0,426 (4,25)		0,364 (3,75)
	2 Ha		6,400 (0,25)		6,400 (0,25)		9,600 (0,25)	
	1 Gl			1,476 (2)		1,765 (2,5)		1,284 (1)
	2 Ha	6,4	4,740 (0,5)		6,120 (0,25)		5,280 (0,25)	
	1 Gl			1,470 (3)		0,530 (3)		0,680 (3)
	2 Ha		1,285 (0,5)		1,120 (0,5)		1,995 (0,5)	
	1 Gl			0,220 (3)		0,612 (3)		0,250 (3)
3.10.	2 Ha	7,1	1,881 (2)		2,541 (2)		1,194 (2)	
	1 Gl			0,480 (3)		0,610 (3)		0,434 (3)
	2 Ha		1,173 (2)		1,809 (2)		1,680 (2)	
	1 Gl			0,116 (3)		0,230 (3)		0,280 (3)
	2 Ha	8,1	0,430 (3)		0,826 (3)		0,720 (3)	
	1 Gl			1,314 (4)		1,016 (5)		0,644 (5)
	2 Ha		0,246 (3)		0,430 (3)		0,434 (3)	
	1 Gl			0,296 (5)		0,120 (5)		0,193 (5)
2.10.	2 Ha		1,745 (0,75)		1,677 (2)		1,083 (2)	
	1 Gl			0,417 (5)		0,340 (5)		0,261 (5)
	2 Ha		1,350 (2)		1,506 (2)		1,107 (2)	
	1 Gl			0,996 (2)		0,610 (3)		0,945 (2)
	2 Ha	10,1	0,616 (3,75)		0,483 (3,57)		0,509 (4,25)	
	1 Gl			0,358 (4,25)		0,545 (5)		0,480 (4,75)
	2 Ha		0,186 (4,5)		0,252 (3,5)		0,293 (3,5)	
	1 Gl			0,225 (5)		0,417 (5)		0,374 (5)
1.10.	2 Ha	11,1	1,239 (2)		1,500 (1,75)		0,711 (2)	
	1 Gl			0,239 (4,5)		0,208 (6)		0,382 (5)
	2 Ha		0,524 (2,5)		1,464 (1)		0,660 (2)	
	1 Gl			1,044 (3)		1,140 (2)		2,880 (1)

Das Glyzerin permeiert bedeutend langsamer, der Quotient $^{H}/_{G}$ beträgt im allgemeinen 6, was einem rapiden Harnstofftypus entspricht. Das Objekt verhält sich ähnlich wie die von HÖFLER studierten Epidermiszellen von *Gentiana Sturmiana*. Ich fasse meine Ergebnisse in der Tabelle 12 zusammen, die die Messungen meiner Hauptversuchsreihe vom 1.—3. Oktober enthält. Wie für Harnstoff die höhere plasmolysierende Konzentration von 2 Mol anzuwenden, war wegen der viel langsameren Permeation des Glyzerins unnötig. Schon HÖFLER und STIEGLER haben für *Gentiana* gezeigt, daß die Permeabilität, auf das Gefälle gerechnet, in 1 und 2 Mol Harnstoff ähnlich liegt. Überall wurden Harnstoff- und Glyzerinwerte gleichzeitig an vergleichbaren Präparaten ermittelt, so daß die Versuchsreihe auch eine große Zahl solcher Quotienten $^{H}/_{G}$ liefert.

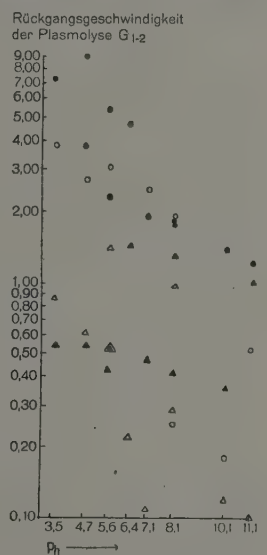

Abb. 5. Campanula trachelium. Punkteschar: Harnstoff ● Harnstoff o Glyzerin ▲ Glyzerin △ (rote Zellen) (farblose Zellen).

Der Vergleich der Permeabilität in den einzelnen p_H-Bereichen ist sehr interessant. Wiewohl die Ausdehnungswerte bei Zellen von rapidem Harnstofftypus im einzelnen viel bunter liegen als bei den früher behandelten Objekten, zeigt sich doch mit großer Klarheit bezüglich der Verteilung der Werte auf die p_H-Bereiche, daß der Anstieg nach der alkalischen Seite, den wir bei *Tradescantia* und schwächer auch bei *Majanthemum* fanden, hier sicherlich nicht vorhanden ist. Die Harnstoffwerte im stark alkalischen Bereich liegen durchwegs wesentlich niederer als die Werte, die in saurer und neutraler Lösung gemessen wurden!

Wenn in nahe benachbarten Konzentrationen stark verschiedene Rückdehnungswerte aufscheinen, so kann dies, wie erwähnt, auf zufälliger Störung durch Außenfaktoren beruhen. Solche Ausschläge zeigen in den verschiedenen Einzelversuchen keine Gesetzmäßigkeit. Nach der alkalischen Seite findet sich aber überall an Stelle des bei den früheren Versuchen beobachteten Anstieges ein deutlicher Abfall. Das geht aus der Punkteschar in Abb. 5 besonders deutlich hervor, worin meine Gesamtmessungen zusammengefaßt werden.

Die Glyzerinwerte liegen ausnahmslos wieder niederer als die Harnstoffwerte und bleiben im großen und ganzen vom sauren zum alkalischen

Bereich in gleicher Größenordnung. Daraus ergibt sich sekundär, daß die Quotienten im stark alkalischen Bereich jedenfalls niederer liegen.

Ich habe in der Mehrzahl der Versuche rote, in etlichen Versuchen aber auch farblose Epidermiszellen gemessen. Die Harnstoffwerte liegen für die letzteren im allgemeinen etwas niederer, aber doch auch noch recht hoch, für Glyzerin ähnlich wie bei den roten Zellen. Die Verteilung der Werte auf die p_H-Bereiche bleibt im wesentlichen die gleiche.

Im Harnstoff erfolgt die Rückdehnung im alkalischen Bereich wesentlich langsamer. Bei $p_H = 8{,}1$ zeigte die Harnstoffpermeabilität etwas niedrigere Werte als bei $p_H = 7{,}1$. Im Vergleich zu den früheren im sauren und neutralen Bereich ausgeführten Versuchen, bei denen am Ende die Zellen bereits deplasmolysiert oder grenzdeplasmolysiert waren, zeigten hier die Zellen des ganzen Schnittes, nach längerer Versuchsdauer, noch sehr starke Plasmolyse. Bei steigender Alkalität mußte ich auch die Meßintervalle größer wählen. Die ΔG-Werte für Harnstoff bei $p_H = 10{,}1$ und $p_H = 11{,}1$ sind ziemlich gleich groß. Auch hier waren am Ende des Versuches noch alle Zellen plasmolysiert.

Bei den Glyzerinversuchen konnte ich in der Rückdehnungsgeschwindigkeit keine Unterschiede im alkalischen Bereich gegenüber den Werten im sauren und neutralen Bereich beobachten. —

Wenn wir die Erfahrungen einiger anderer Autoren heranziehen, die sich vom vergleichend-protoplasmatischen Standpunkt mit der Wirkung experimenteller Eingriffe auf die Permeabilität befaßt haben, so läßt sich sagen: Bei Zellen, die für Harnstoff und Glyzerin niedrig permeabel sind, ändert ein plasmolytischer Eingriff die Durchlässigkeit für diese beiden Stoffe nur wenig (SCHMIDT 1933, 36). Hochpermeable Plasmen dagegen weisen schon durch Vorplasmolyse mit Zucker eine bedeutende Permeabilitätserniedrigung auf (vgl. HUBER und SCHMIDT 1933 und SCHMIDT 1936). SCHMIDT wies nach, „daß bei überwiegend porenpermeablem Plasma eine besonders starke Abhängigkeit vom Quellungsgrad besteht". Diesen Nachweis konnte KREUZ (1941) in seinen Versuchen über die Wirkung des Calciums auf für Harnstoff hoch- und niedrig-durchlässige Zellen bestätigen. Nach SCHMIDT setzt bei *Gentiana macrophysa* Vorplasmolyse die Permeabilität für Harnstoff und Glyzerin stark herab. Nach KREUZ vermindert sich die Permeabilität (zumal) für den Harnstoff nach Calciumbehandlung bei *Campanula* sehr stark und vielleicht stärker als bei Zellen, die von vornherein schwächer permeabel für Nichtleiter sind.

Es ergibt sich nämlich, daß bei *Campanula* (ganz anders als bei *Tradescantia* und *Majanthemum*) die Per-

meabilität in der Harnstofflösung von saurem zum neutralen Bereich gleich bleibt und zum alkalischen Bereich abfällt, während in Glyzerin keine so wesentlichen Unterschiede in den einzelnen p_H-Bereichen auftreten.

In der Harnstoff- und Glyzerinlösung steigt die Rundungszeit mit zunehmender Alkalität an, und das Plasma zeigt besonders in den Harnstoffversuchen eine zähere Beschaffenheit im höheren alkalischen Bereich als im sauren oder neutralen.

Taraxacum officinale Wigg.

Orientierende Versuche an *Taraxacum officinale* führte ich anfangs November 1939 durch; die Hauptversuche vom 14. bis 18. November 1939 fielen zeitlich mit denen an *Lamium purpureum* zusammen.

Hofmeister untersuchte 1935 unter anderem die Permeation von Harnstoff und Glyzerin an dieser Pflanze. Marklund (1936) hatte unabhängig von Hofmeister *Taraxacum pectinatiforme* in Helsingfors untersucht und bei älteren Blättern für Glyzerin eine mindestens ebenso schnelle, meistens aber noch raschere Permeation als für den Harnstoff gefunden, während junge Blätter die gleiche, sehr hohe Harnstoffdurchlässigkeit wie in den Versuchen bei Hofmeister zeigten. Nur für junge Blätter gilt die Zugehörigkeit zum Harnstofftypus, für alte aber nicht. Es war dies eine der grundlegenden Beobachtungen Marklunds über Änderung der Permeabilitätsreihen mit dem Entwicklungsstadium der Zellen. Es ist nicht verwunderlich, wenn an derart labilen Objekten auch die Kurven für die p_H-Abhängigkeit in verschiedenen Versuchsreihen (und an ungleich alten Blättern) nicht gleichmäßig gefunden werden.

Meine Versuche haben insofern nur orientierenden Charakter, als ich die Pflanze bloß im Herbst untersuchte. Die Witterung war aber günstig, die Pflanzen im Versuchsgarten des Institutes (Wiener Augarten) in guter Entwicklung. Wie Hofmeister verwendete auch ich die Epidermiszellen der Oberseite der Blattmittelrippe. Diese sind klein, ziemlich regelmäßig geformt, enthalten reichlich Anthocyan und sind für Harnstoff recht hoch durchlässig. Die Schnitte wässerte ich wie sonst. Wenn nicht mit Schwesterschnitten, wurde zumindestens mit mehreren Schnitten von einem Blatt gearbeitet.

Die Epidermis lieferte einen p_H von 6,8.

Über die Schädlichkeit der nach p_H abgestuften Lösungen läßt sich nun folgendes sagen: Der stark saure Bereich von $p_H = 3{,}5$ schadete den Zellen sowohl in Harnstoff als auch in Glyzerin. Die Vitalität war in den Harnstoffversuchen nach Beendigung der letzten Messung 50%, in den Glyzerinversuchen 75%. Alle anderen p_H-Werte bis **10,1** wurden von der Pflanze ohne weiteres vertragen. Die Zellen blieben in diesen p_H-Bereichen während und nach den Versuchen, die nicht lange andauerten, am Leben.

In den Rundungszeiten traten in den Harnstoffversuchen keine auffallenden Unterschiede auf. Eine etwas kürzere Zeit zum Abrunden brauchte der Protoplast in den alkalischen Stufen. Bei Glyzerin betrugen die Rundungszeiten im alkalischen Bereich ca. um die Hälfte weniger als in den sauren und neutralen.

Meine Versuche mit *Taraxacum* sind der Zahl nach viel spärlicher als die mit *Campanula* und den früheren Objekten, und ich kann ihnen auch deshalb nur orientierenden Charakter zusprechen.

Die Permeabilität war in den einzelnen Versuchen etwas unregelmäßig. Im mittleren Bereich blieb sie in den gezogenen Fehlergrenzen ungefähr gleich. Eindeutig konnte ich aber feststellen, daß die Durchlässigkeit der Protoplasten im sauren Bereich geringer als im neutralen und alkalischen war. Zu erwähnen ist, daß bei meinem herbstlichen Material kein extremer Harnstofftyp ausgeprägt ist, sondern die Harnstoff- und Glyzerinwerte der Größenordnung nach gleich sind. Im sauren Bereich liegen aber in den zwei Versuchen die Glyzerinwerte niederer. Ob das Absinken der Glyzerinkurve unter die Harnstoffkurve im sauren Bereich allgemein gilt, müßte wohl durch weitere Versuche nachgeprüft werden. Interessant ist, daß der Anstieg vom sauren zum alkalischen Bereich hier für die Glyzerinkurve deutlicher als für die Harnstoffkurve zutage tritt. Der Verlauf der Harnstoffkurve im alkalischen Bereich bleibt unklar. Während in den zwei Versuchsreihen am 14. und 17. November die Glyzerinwerte nach der alkalischen Seite in ähnlicher Weise ansteigen, zeigen die Harnstoffwerte das eine Mal deutlichen Anstieg, das andere Mal einen ebenso deutlichen Abfall im alkalischen Bereich (Abb. 6). Das Verhalten bleibt natürlich aufzuklären, wobei die Beziehungen der p_H-Kurve zum jeweiligen natürlichen Permeabilitätszustand des Protoplasmas (Verhältnis der P-Werte von Methylharnstoff und Harnstoff oder Glyzerintyp nach MARKLUND) zu berücksichtigen sein werden.

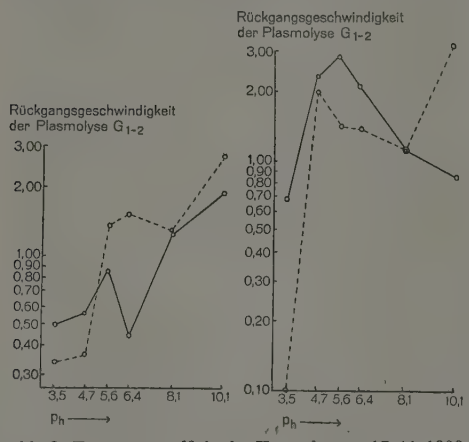

Abb. 6. Taraxacum officinale. Versuche vom 17. 11. 1939 und 14. 11. 1939. Glyzerin -------- Harnstoff ——

Lamium purpureum L.

Ein weiteres für Harnstoff rapid durchlässiges Objekt ist *Lamium purpureum*, das auch für Glyzerin ziemlich hoch permeabel ist. Es war zu untersuchen, wie sich die Pflanze den Lösungen mit abgestuftem p_H gegenüber verhält.

Ich verwendete Epidermiszellen des unteren Stengelabschnittes; sie sind ziemlich regelmäßig geformt, rot gefärbt und für plasmometrische Untersuchungen besonders gut geeignet. Weixl-Hofmann hat die Zellen für ihre Untersuchungen der Salzpermeabilität (1930) mit Erfolg verwendet und später auch eine (mir dem Inhalt nach nicht bekannte) Versuchsreihe mit Anelektrolyten durchgeführt.

Das Versuchsmaterial bezog ich aus dem Augarten, dem Versuchsgarten des Wiener Pflanzenphysiologischen Institutes. Die Pflanzen wurden wie von *Majanthemum* behandelt. Ein Wässern der Schnitte war hier nicht nötig, da sich die Protoplaste leicht von der Zellwand ablösten und nach kurzer Zeit schöne Rundung zeigten.

Die folgende Versuchsreihe fällt in die Zeit vom 14. bis 17. November 1939.

Der p_H-Wert der Epidermis betrug 6,5.

Vitalität-Rundungszeiten: Die Zellen vertrugen die Einwirkung der Lösungen im ganzen p_H-Bereich sehr gut, sie waren nach der letzten Messung, die hier schon nach 15 Minuten, vom Einlegen in das Plasmolytikum an gerechnet, erfolgte, alle lebend und zeigten auch 24 Stunden später in 1 Mol Traubenzucker keine Schädigung.

Die Plasmolyseform in Harnstoff und Glyzerin aller p_H-Bereiche war anfangs konkav, wurde aber bald konvex. Die Rundungszeiten betrugen in Glyzerin überall 3 bis 6 Minuten. Die Rundungszeiten in Harnstoff waren im stark sauren Bereich ($p_H = 3{,}5$ und $p_H = 4{,}7$) kurz, 1½ Minuten, in den anderen p_H-Stufen von ähnlicher Größe, ungefähr 2 bis 5 Minuten.

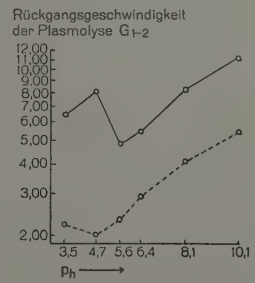

Abb. 7. Lamium purpureum. Versuche vom 17. 11. 1939. Glyzerin --------, Harnstoff ———

Permeabilität: Ich begnüge mich damit, je zwei Versuchsreihen für Glyzerin und Harnstoff in Kurvenform wiederzugeben. In Abb. 7 ist der Quotient ziemlich gleichmäßig, der Harnstofftyp bleibt für alle c_H-Lagen erhalten. Die Kurve steigt wie sonst vom sauren zum alkalischen Bereich mäßig an. Ein anderer Versuch (vom 14. XI. 1939) verlief zwischen $p_H = 4{,}7$ und $p_H = 6{,}4$ ähnlich, doch erhielt ich im sauren Bereich ($p_H = 3{,}5$) für Harnstoff und Glyzerin extrem hohe Werte.

Campanula trachelium, ein rapider Harnstofftypus, zeigt eine Abnahme der Permeabilität vom sauren zum alkalischen Bereich. *Majan-*

themum, seiner Permeabilitätsreihe nach ein Vertreter des Normaltypus (*Chara*-*Majanthemum*-Typ), zeigt mäßig starken Anstieg der Permeabilität nach der alkalischen Seite. Man sieht, daß sich *Lamium*, obwohl die Harnstoffpermeabilität zahlenmäßig viel höher liegt, seiner p_H-Abhängigkeit nach an *Majanthemum* anschließt, also nicht wie die Stengelepidermis von *Campanula* ein Vertreter des *Gentiana*-Typs bzw. amidophilen Porentyps nach HÖFLER (1937, 1942) ist.

Gentiana austriaca Kern.

Die Stengelepidermiszellen von *Gentiana austriaca* sind wie die entsprechenden, von HÖFLER und STIEGLER (1921, 1930) und HÖFLER (1934a, 1936, 1939) untersuchten Zellen von *Gentiana Sturmiana* für Harnstoff sehr hoch durchlässig, ja sogar höher durchlässig als für Methylharnstoff. Die untersuchten Zellen sind sehr regelmäßig geformt und enthalten roten Zellsaft. Meine Befunde an diesem Objekt waren ähnlich wie bei *Campanula trachelium*.

Der Standort dieser Pflanze war eine feuchte Wiese auf kalkreichem Grunde in Moosbrunn bei Wien. Die Versuche wurden in der Zeit vom 29. Oktober bis 5. November 1940 bei einer Temperatur von 16,5° C durchgeführt, und zwar nur mit Harnstoff. Wässerung in den Puffern durchschnittlich 1 Stunde.

Die Messung der Stengelepidermis ergab einen p_H-Wert von 5,9.

Das Objekt vertrug sowohl die sauren als auch die alkalischen Lösungen sehr gut, und während der Versuchsdauer und am Ende des Versuches waren alle Zellen vollkommen intakt. Im sauren Bereich trat die Rundung und die Endplasmolyse bedeutend früher ein als im alkalischen Bereich. Während bei $p_H = 3{,}5$ ungefähr zwei Minuten verstrichen, bis die perfekte Plasmolyse zustande kam, dauerte dieser Vorgang bei $p_H = 10{,}1$ 25 Minuten, also rund zehnmal länger. In der alkalischen Lösung konnte ich auch Plasmastränge zwischen Protoplasma und Zellwand beobachten, die auf hohe Viskosität des Plasmas deuten.

Das Verhalten ist ähnlich wie bei *Campanula trachelium*. In einigen Versuchen war bei $p_H = 5{,}6$ die Permeabilität höher als bei $p_H = 3{,}5$. Der Anstieg im alkalischen Bereich, den *Tradescantia* und *Majanthemum* usw. aufwiesen, fehlt hier völlig. Im Gegenteil tritt ein deutlicher Abfall der Werte im alkalischen Bereich zutage. Dieses gleiche Verhalten dürfte darauf beruhen, daß *Gentiana austriaca* wie *Campanula trachelium* nicht nur ein rapider Harnstofftyp (H > Gl), sondern dazu ein ausgesprochener Porentyp (H > Methylharnstoff) ist (vgl. HÖFLER 1942).

Tabelle 13. *Gentiana austriaca.* 1,5 Mol Harnstoff.

Datum (1940)	p_H	1—2 Messung ΔG_{1-2} (T)	2—3 Messung ΔG_{2-3} (T)	3—4 Messung ΔG_{3-4} (T)
4. 11.	3,5	1,260 (1)	1,980 (1)	
		2,520 (1)	3,000 (0,5)	2,400 (0,5)
30. 10.	4,7	0,990 (2)	0,960 (1)	0,900 (1)
		1,560 (1)	2,700 (1)	2,720 (1)
		0,720 (1)	0,780 (1)	0,660 (1)
		0,780 (3)	0,510 (2)	0,960 (1)
		0,510 (2)	0,960 (1)	0,660 (1)
	5,6	1,360 (1)	1,100 (1)	1,100 (1)
		1,230 (2)	1,560 (0,5)	0,840 (1)
		1,140 (1)	0,720 (1)	0,720 (1)
4. 11.		1,650 (2)	1,600 (3)	1,800 (2)
		1,000 (1)	1,800 (1)	1,800 (1)
5. 11.		2,040 (1)	1,500 (1)	2,340 (1)
30. 10.	6,4	0,780 (1)	0,660 (1)	0,684 (1)
		0,480 (3)	0,200 (3)	
	8,1	0,160 (9)	0,093 (9)	0,096 (10)
		0,198 (10)	0,090 (11)	
		0,110 (12)	0,186 (9)	0,180 (7)
		0,432 (5)	0,380 (6)	
4. 11.	10,1	0,360 (3)	0,330 (2)	0,480 (2)
		0,320 (1,5)	0,360 (1)	0,300 (1)
5. 11.		0,480 (3)	0,340 (3)	0,380 (3)

Zygnema sp.

Zygnema sp. wurde vom Dezember 1938 bis Februar 1939, und besonders wieder vom 28. März bis 31. März und vom 13. Oktober bis 14. Oktober 1939 untersucht.

Das Material bezog ich aus einem Wiesengraben bei Illmitz im Burgenland am Neusiedlersee, unweit von der Grenze aber noch außerhalb des bekannten Salzlachengebietes. Gräben und Wiesen waren anfangs Dezember überflutet und Watten des *Zygnema* waren reichlich vorhanden. In einigen Gläsern, die in einer mit Wasser durchströmten Wanne standen, hielt ich je eine größere Flocke im Originalwasser. Ich konnte die Spezies nicht bestimmen, da ich sie weder am Standort noch in der Kultur fruchtend sah.

Für die zeitlich aufeinanderfolgenden Versuche verwendete ich Material nur aus einer Flocke, und um strenge Vergleiche im Verhalten in den einzelnen p_H-Bereichen ziehen zu können, arbeitete ich mit Fadenhälften. Ich schnitt den einzelnen Faden mit einem Scherchen in ziemlich lange Stücke und untersuchte nur die in der Mitte gelegenen, sicher nicht geschädigten Zellen. Um das Eindunsten des Plasmolytikums während der Betrachtung zu vermeiden, schloß ich die Präparate mit Paraffinöl ein.

Die Resistenz des Objektes war in weiten p_H-Bereichen sehr gut. Das war vielleicht vorauszusehen, denn schon am natürlichen Standort ist dieses *Zygnema* durch den wechselnden Wasserstand ständigen Schwankungen des Salzgehalts ausgesetzt. Nur in recht stark saurer

und alkalischer Lösung starben ein oder zwei von zehn untersuchten Zellen. Hier trat auch knapp vor dem Zelltod eine deutliche pathologische Permeabilitätserhöhung ein, ähnlich wie sie MARKLUND (1936) an dem von ihm untersuchten *Zygnema cyanosporum* fand (vgl. zumal GANZINGER 1939). An *Elodea* konnte MARKLUND eine eigentümliche, die Durchlässigkeit pathologisch erhöhende Wirkung des Urotropin beobachten, die einige Zeit nach Versuchsbeginn eintrat. Dieselbe Erscheinung trat an *Zygnema cyanosporum* nicht nur im Urotropin, sondern auch in Glyzerin auf. Zwei Stunden nach dem Versuchsbeginn war noch eine langsame Permeation beider Stoffe im Gange, bald trat aber darauf die schnelle, anomale Deplasmolyse ein.

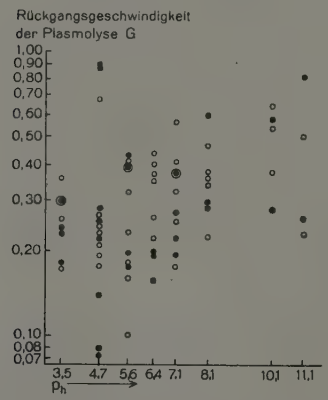

Abb. 8. Zygnema sp.
Punkteschar: Glyzerin ● Harnstoff o

Was nun die Permeabilität meines Materials betrifft, so trat im sauren, neutralen und alkalischen Bereich die Rückdehnung bei *Zygnema* durchschnittlich mit gleicher Geschwindigkeit ein. Auch in der Plasmolyseform konnte ich hier kein unterschiedliches Verhalten beobachten.

Eine augenfällige Änderung der Permeabilität während der Versuche konnte ich nicht beobachten. Die Permeation verlief vielmehr recht gleichmäßig, und zwar sowohl in den sauren wie in den alkalischen Lagen. Eigentlich fanden sich nur bei drei Versuchen im extrem alkalischen Bereich $p_H = 10{,}1$ und $p_H = 11{,}1$ von Anbeginn an ziemlich hohe Werte, die wohl einer Erhöhung der ursprünglichen Durchlässigkeit entsprechen. Sonst war die Permeabilität in den untersuchten p_H-Bereichen 3,5 4,7 5,6 6,4 7,1 8,1 10,1 und 11,1 durchschnittlich von gleicher Größe (siehe Punkteschar Abb. 8), ausführlichere Daten sind im Institut hinterlegt. Wenn sich im selben Präparat starke Unterschiede zwischen den verschiedenen Fäden fanden, so hängt dies wohl mit individuellen Eigenschaften der Einzelfäden, ihrem Alter, der Zellgröße und Zellteilungsgeschwindigkeit zusammen; solche Unterschiede im physiologischen Verhalten der Einzelfäden der einzelnen Watte sind ja für *Zygnema* mehrfach auch sonst bekannt.

Ich habe an diesem Objekt auch die Verhältniswerte der Harnstoff- zur Glyzerinpermeabilität recht ausführlich untersucht, wobei von den erwähnten Teilstücken eines Fadens gleichzeitig einer in 0,7 Mol Glyzerin beobachtet wurde. Ich war zu dieser Versuchsreihe im Jahre 1938/1939 durch Bogens damals erschienene Arbeit veranlaßt. Bogen glaubt eine gesetzmäßige Abhängigkeit der Quotienten zwischen der Harnstoff- und Glyzerinpermeabilität nach den p_H-Werten der Zellsäfte der einzelnen Objekte festgestellt zu haben. Höfler (1942) hat die Quotientenkurve von Bogen einer scharfen Kritik unterzogen. Strugger (1938, S. 186; 1939, S. 257) hat in seiner Kritik der Bogenschen Arbeit die Schwierigkeiten, aus Preßsaft-Werten, die hauptsächlich von der c_H der Zellsäfte abhängen, Rückschlüsse auf die c_H-Werte der den Stoffdurchtritt bestimmenden Plasmaschichten zu ziehen, hervorgehoben; vgl. hierzu Bogen (1940, S. 98).

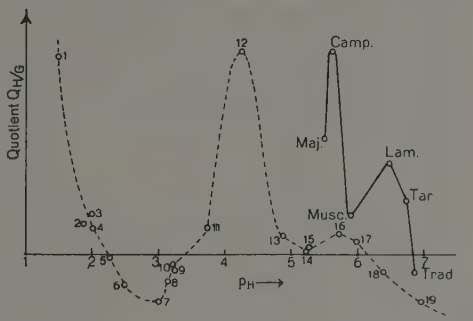

Abb. 9. Nach Bogen (Planta 1938, Bd. 28, S. 255): Die Verteilung der Quotienten $Q_{H/G}$ (geordnet nach dem pH des Zellsaftes). Abszisse: pH; Ordinate: Quotient $Q_{H/G}$
Bogens Kurve: --------
Meine Werte, zum Vergleich eingezeichnet: ——

In meiner Versuchsreihe handelt es sich um etwas anderes, nämlich um die Abhängigkeit der Quotienten vom p_H der umgebenden Lösung, und da läßt sich jedenfalls feststellen, daß bei *Zygnema* eine eindeutige und reproduzierbare Beziehung zwischen p_H des Milieus und Quotienten nicht vorhanden ist. Die Quotientenwerte schwanken zwischen 2 (leichter Harnstofftyp), und 0,6 (leichter Glyzerintyp), aber alle Werte finden sich innerhalb des ganzen p_H-Bereiches von $p_H = 3{,}5$ bis 11,1 unregelmäßig verteilt (Tabelle 14).

Tabelle 14. *Zygnema sp.*
Verhältniswerte der Harnstoff- und Glyzerinpermeabilität.

$p_H = 3{,}5$	$p_H = 4{,}7$	$p_H = 5{,}6$	$p_H = 6{,}4$	$p_H = 7{,}1$	$p_H = 8{,}1$	$p_H = 10{,}1$	$p_H = 11{,}1$
H/G 1,265	H/G 0,691	H/G 2,34	H/G 2,06	H/G 1,1	H/G 1,19	H/G 1,95	H/G 0,900
H/G 1,130	H/G 1,7	H/G 0,591	H/G 2,78	H/G 1,0	H/G 0,725	H/G 1,11	H/G 0,618
H/G 0,922	H/G 0,75	H/G 0,904	H/G 1,80	H/G 2,95	H/G 0,615		
H/G 1,17	H/G 1,05	H/G 1,95	H/G 1,16	H/G 1,2			

Die Eigenschaft verdient gewisses Interesse, zumal wenn wir *Zygnema* mit den früher geschilderten Zellsorten vergleichen. Sie wird wenigstens ökologisch einigermaßen plausibel, da das natürliche Medium, in dem mein *Zygnema* sp. vorkommt, wie schon erwähnt, ständigem Wechsel der Salzkonzentrationen, der jahreszeitlich bedingt ist, unterworfen ist und mit solchen Änderungen ein c_H-Wechsel vielfach Hand in Hand geht. Ich kam zu dem Schluß, daß dieses Objekt von den von mir geprüften das einzige ist, das nicht in eindeutig faßbarer Weise auf die Wasserstoffionenkonzentration reagiert, und ich glaube es als indifferenten Typus bezeichnen zu können. *Zygnema* erscheint in dieser Hinsicht als eine gegen c_H-Wechsel resistente Alge.

IV. Rückblick.

Von den Theorien der Plasmapermeabilität haben zumal die Lipoidtheorie (E. OVERTON), die Ultrafiltertheorie (W. RUHLAND) und schließlich die moderne Synthese beider, die Lipoidfiltertheorie (COLLANDER) soweit feste Gestalt angenommen, daß eine vorläufige Betrachtung der Befunde von der Warte dieser Theorien gerechtfertigt erscheint.

Meine Untersuchungen über die c_H-Abhängigkeit der Protoplasmadurchlässigkeit ergeben, graphisch dargestellt, verschiedenartige Kurven, aus denen man den Schluß ziehen könnte, daß einerseits der Porenweg bei alkalischer Reaktion verlegt, andererseits der Lösungsweg von der sauren zur alkalischen Reaktion zusehends gefördert ist. Der Gedanke kann natürlich erst dann Geltung haben, wenn auch im Modellversuch eine Erhöhung des Verteilungskoeffizienten Lipoid/Wasser mit Alkalitätserhöhung bzw. Aufquellung der lipoiden Phase im basischen Bereich direkt erfaßt wäre. Direkte Messungen der Verteilungsquotienten sind in COLLANDERS Laboratorien zur Zeit im Gange.

Aus den Versuchen ist zu ersehen, daß Gewebszellen, die im normalen Leben auf ein konstantes c_H-Milieu abgestimmt sind, durchwegs eine starke c_H-Abhängigkeit der Permeabilität zeigen. Die eine Zellsorte, deren c_H-Milieu im natürlichen Leben Schwankungen unterworfen ist, die frei lebende Alge *Zygnema* sp., zeigt keine solche gesetzmäßige Abhängigkeit.

In der Diskussion ist natürlich strenge zu unterscheiden zwischen dem variablen p_H der Umgebung und dem p_H des Zellsaftes, der von Objekt zu Objekt schwankt, der aber für die einzelnen Zellsorten am erwachsenen Material im allgemeinen wohl etwa gleich bleibt. Mit der

Abhängigkeit der Harnstoff- und Glyzerinpermeabilität bzw. des Verhältnisses dieser beiden vom p_H-Wert des Zellsaftes hat sich BOGEN (1938) ausführlich beschäftigt. Er ist zum Ergebnis gelangt, daß „eine strenge Abhängigkeit des Quotienten vom p_H des Zellsaftes zu sehen" ist. Nach seiner Annahme besteht ein „kausaler Zusammenhang zwischen p_H und Quotient". — „Danach müssen zunächst Zellen, deren Preßsäfte gleichen p_H-Wert liefern, gleiche oder ähnliche Quotienten besitzen", was BOGEN auch nachgewiesen haben will. Schon diese Voraussetzung läßt sich leider keineswegs bestätigen (vgl. HÖFLER 1942, S. 192).

Meine Versuche, den p_H-Wert der Zellen zu messen, sind durch BOGEN angeregt. Alle Methoden der p_H-Bestimmung aus Preßsäften müssen naturgemäß unvollkommen sein. Meine Methode (vgl. oben) ist aber leistungsfähiger als die BOGENS. Die Reaktionsfarben erhalten sich auf den Porzellanplatten, so daß ich heute eine Sammlung dieser Platten besitze. Die p_H-Werte der sieben von mir untersuchten Gewebszellen schwanken nur zwischen $p_H = 5{,}5 - 6{,}9$. Ich stellte die Quotienten $Q_{H/G}$ kurvenmäßig in ihrer Zuordnung zu den p_H-Werten der Zellsäfte dar (wobei die Lösungen mit dest. Wasser ohne Puffer hergestellt waren); vgl. Abb. 9. Die zum Vergleich eingezeichnete punktierte Kurve ist ein Ausschnitt aus BOGENS Quotientenkurve. Wie man sieht, besteht zwischen den Kurven keine Übereinstimmung. BOGENS Annahme, daß die Größe der Quotienten $Q_{H/G}$ durch den c_H-Wert der Zellen (Zellsäfte) bestimmt sei, wird also nicht bestätigt. HÖFLER wies jüngst darauf hin, daß Zellsorten, die gleichen p_H-Wert der Preßsäfte besitzen, ganz verschiedene Quotienten haben können.

Suchen wir dennoch nach Zügen, in denen BOGENS und meine Befunde übereinstimmen, so wäre nur allenfalls der Abfall der Kurven bei $p_H = 7$, bzw. die relative tiefe Lage der Quotienten für die Objekte mit neutralen Preßsäften festzuhalten. Mit anderen Worten: dem Glyzerintypus entsprechen Zellen mit relativ sehr niederer Zellsaft-c_H und etwa neutraler Reaktion. Freilich bezieht sich der Vergleich vorläufig unter meinen Objekten nur auf *Tradescantia*. Eine Verallgemeinerung scheint also noch nicht zulässig.

Den Glyzerintypus, wie ihn *Rhoeo* darstellt, als „sekundäre Wirkung" zu deuten, wie es BOGEN getan hat, ist unzulässig (vgl. HÖFLER 1942). Ebenso unannehmbar ist BOGENS Versuch, die Unterschiede der Quotienten $Q_{H/G}$ auf sekundäre Wirkungen zurückzuführen. Seine Annahme, daß das Verhältnis der Glyzerin- zur Harnstoffpermeabilität

durch den c_H der Zellsäfte bestimmt ist, wird durch meine Nachprüfung widerlegt.

Wichtiger ist mir die Festlegung der Abhängigkeit der Permeabilität von der H-Ionenkonzentration des Milieus, d. h. vom p_H-Wert des Plasmolytikums. Vor dem Plasmolyseversuch wurden die Zellen, wie erwähnt, in hypotonischen stark verdünnten Pufferlösungen (um 1/150 Mol) von gleichem p_H „gewässert". Es handelt sich dabei um eine experimentelle Beeinflussung des Plasmas. Die Frage der Wirkung dieser auf die Permeabilität für die beiden Nichtleiter Harnstoff und Glyzerin wurde von mir zum ersten Mal geprüft. Die Ergebnisse waren klar und einigermaßen überraschend:

1. Die quantitative Beeinflussung der Plasmadurchlässigkeit durch die Diosmotika mit verschiedenen p_H ist sehr stark.

2. Bei verschiedenen Plasmasorten sind die p_H-Kurven ganz verschieden.

Am häufigsten zeigt sich der Anstieg der Durchlässigkeit vom sauren zum basischen Bereich. *Tradescantia elongata* und *Majanthemum bifolium* zeigen dieses Verhalten sehr schön. (Ob die Einsattelung mancher Kurven, die ich im neutralen oder schwach sauren Bereich bei *Tradescantia* und *Majanthemum* fand, allgemeine Geltung hat bzw. realer Natur ist, soll noch unentschieden bleiben). Einen andern, fast gegensätzlichen Typus fand ich bei *Campanula trachelium*, dem gewählten Vertreter des rapiden Harnstoff-Typus; es tritt höchstens ein leichter Anstieg vom sauren zum neutralen Bereich, dann aber ein starker Abfall ein. Völliges Fehlen einer einheitlichen c_H-Abhängigkeit der Permeabilitätsgröße zeigt sich bei der freilebenden Alge *Zygnema* sp. Hier sind die Größen der Quotienten gleichmäßig verteilt.

Damit sind Typen aufgestellt, die für die vergleichende Protoplasmaforschung strikte Bedeutung haben werden.

V. Zusammenfassung.

1. Ich prüfte auf breiter Grundlage die Beeinflußbarkeit der Harnstoff- und Glyzerinpermeabilität des Protoplasmas durch die Reaktion des Milieus. Die Wasserstoffionenkonzentration der plasmolysierenden Lösungen wurde durch Phosphatpuffer konstanter Höhe eingestellt und die p_H-Werte zwischen 3,5 und 11,1 variiert.

2. In den acht untersuchten Zellsorten, worunter sieben Gewebszellen höherer Pflanzen und eine freilebende Alge *Zygnema* sp. waren, konnte ich dreierlei Hauptgruppen aufstellen. Erstens Objekte, deren

Permeabilität von der sauren nach der alkalischen Seite zunimmt (*Tradescantia elongata*, *Majanthemum bifolium*, *Muscari racemosum*, *Taraxacum officinale*, *Lamium purpureum*), zweitens Objekte, deren Harnstoffpermeabilität vom Neutralpunkt nach der alkalischen Seite deutlich abnimmt (*Campanula trachelium*, *Gentiana austriaca*), und drittens ein Objekt, das auf die c_H-Lagen nicht reagiert (*Zygnema* sp.).

3. Die Vitalitätsgrenzen der Zellen in den Lösungsreihen von abgestuften c_H wurden genau untersucht. Auch hier ergaben sich Unterschiede zwischen den einzelnen p_H-Bereichen.

a) Die Protoplaste von *Tradescantia*, *Majanthemum* und *Muscari* rundeten sich im alkalischen Bereich früher als im sauren ab, *Campanula* und *Gentiana* ließen umgekehrt eine Verzögerung der Rundungszeit im alkalischen Bereich erkennen. Bei *Taraxacum* und *Lamium* waren solche Unterschiede nur schwach oder gar nicht ausgeprägt. *Zygnema*, als indifferenter Typus, zeigt ebenfalls keine Unterschiede im Plasmolyseverhalten.

b) Die Plasmolyseform war bei allen Objekten im sauren und alkalischen Bereich ähnlich, nur bei *Campanula* und *Gentiana* wurde das Plasma bei $p_H = 8{,}2—11{,}1$ sehr viskos und blieb lange Zeit durch Plasmafäden mit der Zellwand verbunden.

c) Ein $p_H = 3{,}5$ schadete fast allen Zellen meiner Objekte. In den anderen p_H-Bereichen trat keine Schädigung des Plasmas auf, sogar so hohe p_H-Werte wie 10,1 und 11,1 wurden recht gut vertragen.

4. Bogen hat die Glyzerin- und Harnstoffpermeabilität und ihr Verhältnis $Q_{H/G}$ bei verschiedenen Objekten verglichen und glaubt eine Gesetzmäßigkeit derart erkannt zu haben, daß die Größe der Quotienten durch den c_H-Wert der Zellen bestimmt wird. Ich habe nach ähnlicher, aber verbesserter Methode die c_H-Werte meiner Objekte (außer *Zygnema*) und die Quotienten $Q_{H/G}$ ermittelt. Die Quotientenkurve für meine Objekte weicht von der Bogens stark ab. Seine Annahme einer eindeutigen Beziehung von Zell-p_H und Quotient wird nicht bestätigt. —

Mit allem Vorbehalt lassen sich die gefundenen Gesetzmäßigkeiten so deuten, daß die Lösungspermeabilität vom sauren zum alkalischen Bereich ansteigt, stärker bei den einen, schwächer bei den anderen Objekten, daß dagegen die Porenpermeabilität vom neutralen zum alkalischen Bereich gleich bleibt, bzw. abfällt.

Literaturverzeichnis.

BÄRLUND, H., Permeabilitätsstudien an Epidermiszellen von *Rhoeo discolor*. Acta Bot. Fenn. **5,** 1 (1929). — BOGEN, H. J., Untersuchungen zu den „Spezifischen Permeabilitätsreihen HÖFLERS". II. Harnstoff und Glyzerin. Planta **28,** 535 (1938). — Ders., Untersuchungen über den Quellungseffekt permeierender Anelektrolyte. I. Zonenwirkungen auf die Permeabilität von *Rhoeo discolor*. Zeitschr. f. Bot. **36,** 65 (1940). — Ders., Desgl. II. Ionenwirkungen auf die Permeabilität von *Gentiana cruciata*. Planta **32,** 150 (1941). — BONTE, H., Vergleichende Permeabilitätsstudien an Pflanzenzellen. Protoplasma **22**, 209 (1934). — BÜNNING, Über die Farbstoff- und Nitrataufnahme bei *Aspergillus niger*. Flora **131,** 87 (1936). — COLLANDER, R., Permeabilitätsstudien an *Chara ceratophylla*. I. Die normale Zusammensetzung des Zellsaftes. Acta Bot. Fenn. **6**, 1 (1930). — Ders., Einige neuere Ergebnisse und Probleme der botanischen Permeabilitätsforschung. Schriften d. phys. ök. Ges. Königsberg, **60,** 251 (1937). — Ders., Permeabilitätsstudien an Characeen. III. Die Aufnahme und Abgabe von Kationen. Protoplasma **33,** 215 (1939). — Ders. und BÄRLUND, Über die Protoplasmapermeabilität von *Rhoeo discolor*. Soc. Scient. Fenn. Comment. Biol. **2,** Nr. 9 (1926). — Dieselben, Permeabilitätsstudien an *Chara ceratophylla*. II. Die Permeabilität für Nichtelektrolyte. Acta Bot. Fenn. **11,** 1 (1933). — DRAWERT, H., Untersuchungen über die p_H-Abhängigkeit der Plastidenfärbung mit Säurefuchsin und Toluidinblau in fixierten pflanzlichen Zellen. Flora **31,** 343 (1937 a). — Ders., Zur Frage der Stoffaufnahme durch die lebende pflanzliche Zelle II. Die Aufnahme basischer Farbstoffe und das Permeabilitätsproblem. Flora **34,** 159 (1940). — ELO, J. E., Vergleichende Permeabilitätsstudien, besonders an niederen Pflanzen. Annal. bot. Soc. Zool. bot. Fenn. **8,** Nr. 6 (1937). — Ders., Zur Kenntnis der Permeabilitätseigenschaften von *Hippuris vulgaris* L. Protoplasma **32,** 423 (1939). — GANZINGER, K., Vergleichende Untersuchungen über die schädigende Wirkung von Hexamethylentetramin auf pflanzliche Zellen und über sein Permeiervermögen. Biologia Generalis **14,** 578 (1939). — HÖFLER, K., Permeabilitätsbestimmung nach der plasmometrischen Methode (1918a). Über die Permeabilität der Stengelzellen von *Tradescantia elongata* für Kalisalpeter. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. **36,** 414 (1918 b). — Ders., Vergleichende Protoplasmatik. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. **50,** 53 (1932). — Ders., Neuere Ergebnisse der vergleichenden Permeabilitätsforschung. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. **52,** 355 (1934 a). — Ders., Permeabilitätsstudien an Stengelzellen von *Majanthemum bifolium*. Sitzgs. Ber. Akad. Wiss. Wien, math. naturw. Klasse, 1. Abt. **143,** 213 (1934b). — Ders., Permeabilitätsunterschiede in verschiedenen Geweben einer Pflanze. Mikrochemie (Molisch-Festschrift), 224 (1936). — Ders., Spezifische Permeabilitätsreihen verschiedener Zellsorten derselben Pflanze. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. **52,** 133 (1937). — Ders., Nekrose in Sulfoharnstoff, Flora **33,** 131 (1939). — Ders., Unsere derzeitige Kenntnis von den spezifischen Permeabilitätsreihen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. **60,** 192 (1942). — Ders. und STIEGLER, Ein auffälliger Permeabilitätsversuch in Harnstofflösung. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. **39,** 157 (1921). — HOFMEISTER, L., Vergleichende Untersuchungen über spezifische Permeabilitätsreihen. Bibliotheca Botanica **113** (1935). — Ders., Vergleichende Permeabilitätsreihen bei einer und derselben Zellsorte von *Ranunculus repens*. Jahrb. f. wiss. Bot. **86,** 401 (1938a). — HOFMEISTER, Studien über die Permeabilität gefärbter Pflanzenzellen. I. Versuche mit Methylenblau. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. **55**, 393

(1938 b). — Huber, B., und Höfler, K., Die Wasserpermeabilität des Protoplasmas. Jb. Bot. **73,** 351 (1930). — Huber, B., und Schmidt, Plasmolyse und Permeabilität. Protoplasma, **20,** 203 (1933). — Järvenkylä, Y. T., Über den Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität pflanzlicher Protoplasten. Annal. bot. Soc. Zool. bot. Fenn., **9,** Nr. 3 (1937). — Iljin, W. S., Die Durchlässigkeit des Protoplasmas, ihre quantitative Bestimmung und ihre Beeinflussung durch Salze und durch die Wasserstoffionenkonzentration. Protoplasma **3,** 558 (1928). — Kaczmarek, A., Untersuchungen über Plasmolyse und Deplasmolyse in Abhängigkeit von der Wasserstoffionenkonzentration. Protoplasma **6,** 209 (1929). — Kordatzki, W., Taschenbuch der praktischen p_H-Messung (1938). — Kreuz, J., Der Einfluß von Calzium- und Kaliumsalzen auf die Permeabilität des Protoplasmas für Harnstoff und Glyzerin. Österr. Bot. Zeitschr. **90,** 1 (1941). — Lepeschkin, W. W., Über die osmotischen Eigenschaften und den Turgordruck der Blattgelenkzellen der Leguminosen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **26 a,** 231 (1908). — Lepeschkin, W. W., Über die Permeabilitätsbestimmung der Plasmamembran für gelöste Stoffe. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **27,** 129 (1909 b). — Ders., Zur Kenntnis des Mechanismus der photonastischen Variationsbewegungen und der Einwirkung des Beleuchtungswechsels auf die Plasmamembran. Beih. z. Bot. Centralbl. **24,** Abt. I, S. 308 (1909a). — Marklund, G., Vergleichende Permeabilitätsstudien an pflanzlichen Protoplasten. Acta bot. Fenn. **18,** 1 (1936). — Meindl, T., Weitere Beiträge zur protoplasmatischen Anatomie des *Helodea*-Blattes. Protoplasma **21,** 362 (1934). — Migsch, H., Ökologisch - physiologische Untersuchungen an Pflanzen des Frauensteins. In Vorb. (Bibl. Bot.) — Mislowiter, E., Die Bestimmung der Wasserstoffionenkonzentrationen von Flüssigkeiten (1928). — Moder. A., Beiträge zur protoplasmatischen Anatomie des *Helodea*-Blattes. Protoplasma **16,** 1 (1932). — Overton, E., Über die allgemeinen anatomischen Eigenschaften der Zelle, ihre vermutlichen Ursachen und ihre Bedeutung für die Physiologie. Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. Zürich **44,** 88 (1899). — Pfeffer, W., Osmotische Untersuchungen. Studien zur Zellmechanik. Leipzig (1877). — Ders., Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Untersuchungen aus dem bot. Inst. zu Tübingen **2,** 179 (1886). — Poijärvi, L. A. T., Über die Basenpermeabilität pflanzlicher Zellen. Acta bot. Fenn. **4** (1928). — Prát, S., Wasserstoffionenkonzentration und Plasmolyse. Kolloidzeitschrift **40,** 298 (1926). — Reuter, L., Beobachtungen an den Spaltöffnungen von *Polypodium vulgare* in verschiedenen Entwicklungsstadien. Ein Beitrag zur protoplasmatischen Anatomie. Protoplasma **36,** 32 (1942). — Rottenburg, Wilhelm, Ökologisch - physiologische Untersuchungen im Mödlinger Schwarzföhrengebiet. In Vorb. — Schmidt, H., Plasmolyse und Permeabilität. Jahrbuch f. wiss. Bot. **86,** 470 (1936). — Ders., Plasmazustand und Wasserhaushalt bei *Lamium maculatum*. Protoplasma **33,** 25 (1939). — Strugger, S., Praktikum der Zell- und Gewebephysiologie der Pflanze. Berlin (1935). — Ders., Beiträge zur Gewebephysiologie der Wurzel. Zur Analyse und Methodik der Vitalfärbung pflanzlicher Zellen mit Neutralrot. Protoplasma, **24,** 108 (1935). — Ders., Beiträge zur Analyse der Vitalfärbung pflanzlicher Zellen mit Neutralrot. Protoplasma **26,** 56 (1936). — Ders., Fluoreszenzmikroskopische Untersuchungen über die Speicherung und Wanderung des Fluoresceinkaliums in pflanzlichen Geweben. Flora **32,** 253 (1938 a). — Ders., Die Vitalfärbung des Protoplasmas mit Rhodamin B und 6 G. Protoplasma **30,** 85 (1938 b). — Ders., Fluorescenzmikroskopische Untersuchungen über die Aufnahme und Speicherung des Akridinorange durch lebende und tote Pflanzenzellen. Jenaische Zeitschrift für

Naturwissenschaft **73** (Neue Folge 66), 97 (1940a). — Ders., Neues über die Vitalfärbung pflanzlicher Zellen mit Neutralrot. Protoplasma **34,** 601 (1940b). — Ders., Zellphysiologische Studien mit Fluoreszenzindikatoren. I. Basische, zweifarbige Indikatoren. Flora **35,** 101 (1941). — De Vries, H., Über den isotonischen Koeffizienten des Glyzerins. Bot. Zeitung **46,** 229, 265 (1888). — Ders., Über die Permeabilität der Protoplaste für Harnstoff. Ebenda **47,** 309, 325 (1889). — Wartiovaara, V., Über die Temperaturabhängigkeit der Protoplasmapermeabilität. Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Fenn. **V,** 16 (1942). — Weber, F., Permeabilität der Stomatazellen. Protoplasma **10,** 608 (1930). — Ders., Harnstoff-Permeabilität ungleich alter Stomatazellen. Protoplasma **14,** 75 (1931). — Wilbrandt, W., Vergleichende Untersuchungen über die Permeabilität pflanzlicher Protoplasten für Anelektrolyte. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **229,** 86 (1931).

Druck von Ant. Kämpfe, Jena

Die Evolution der Organismen

Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre

Bearbeitet von

H. Bauer-Berlin, **H. Dingler**-München, **V. Franz**-Jena, **W. Gieseler**-Tübingen, **G. Heberer**-Jena, **W. Herre**-Halle, **C. v. Krogh**-München, **K. Lorenz**-Königsberg, **W. Ludwig**-Halle, **K. Mägdefrau**-Straßburg, **O. Reche**-Leipzig, **B. Rensch**-Münster, **L. Rüger**-Jena, **F. Schwanitz**-Müncheberg-Rosenhof, **N. W. Timoféeff-Ressovsky**-Berlin, **J. Weigelt**-Halle, **H. Weinert**-Kiel, **W. Zimmermann**-Tübingen, **W. Zündorf**-Jena

Herausgegeben von

Gerhard Heberer

Jena

Mit 323 Abbildungen im Text

X, 774 S. gr.8° 1943 RM 43.—, geb. 45.—

Inhalt: Vorwort. / **I. Allgemeine Grundlegung. Die philosophische Begründung der Deszendenztheorie.** Von Prof. Dr. Hugo Dingler. **Die Methoden der Phylogenetik.** Von Prof. Dr. Walter Zimmermann. Mit 8 Abbildungen. **Die biologischen Beweismittel der Abstammungslehre.** Von Doz. Dr. Bernhard Rensch. Mit 16 Abbildungen. **Idealistische Morphologie und Phylogenetik.** Von Dr. Werner Zündorf. Mit 2 Abbildungen. **Psychologie und Stammesgeschichte.** Von Prof. Dr. Konrad Lorenz. / **II. Die Geschichte der Organismen. Paläontologie als stammesgeschichtliche Urkundenforschung.** Von Prof. Dr. Johannes Weigelt. Mit 22 Abbildungen. **Die absolute Chronologie der geologischen Geschichte als zeitlicher Rahmen der Phylogenie.** Von Prof. Dr. Ludwig Rüger. Mit 6 Abbildungen. **Die Geschichte der Tiere.** Von Prof. Dr. Viktor Franz. Mit 43 Abbildungen. **Die Geschichte der Pflanzen.** Von Prof. Dr. Karl Mägdefrau. Mit 28 Abbildungen. / **III. Die Kausalität der Stammesgeschichte. Genetik und Evolutionsforschung bei Tieren.** Von Dr. Hans Bauer und Dr. N. W. Timoféeff-Ressovsky. Mit 77 Abbildungen. **Genetik und Evolutionsforschung bei Pflanzen.** Von Dr. Franz Schwanitz. Mit 28 Abbildungen. **Die Selektionstheorie.** Von Prof. Dr. Wilhelm Ludwig. Mit 3 Abbildungen. **Domestikation und Stammesgeschichte.** Von Prof. Dr. Wolf Herre. Mit 16 Abbildungen. **Das Typenproblem in der Stammesgeschichte.** Von Prof. Dr. Gerhard Heberer. Mit 17 Abbildungen. / **V. Die Abstammung des Menschen. Die Stellung des Menschen im Rahmen der Säugetiere.** Von Doz. Dr. Christian v. Krogh. Mit 15 Abbildungen. **Die Fossilgeschichte des Menschen.** Von Prof. Dr. Wilhelm Gieseler. Mit 23 Abbildungen. **Die Genetik der Rassenbildung beim Menschen.** Von Prof. Dr. Otto Reche. **Die geistigen Grundlagen der Menschwerdung.** Von Prof. Dr. Hans Weinert. Mit 19 Abbildungen. / **Namen- und Sachverzeichnis.**

Die in den letzten Jahren vielfach verbreitete und immer mehr zunehmende Auffassung der Phylogenetik erweckte in dem Herausgeber die Überzeugung von der Notwendigkeit einer klaren und eindeutigen Stellungnahme der hier allein kompetenten Fachforschung zu den Ergebnissen und zu der Gesamtproblematik der Abstammungslehre.

Seit langer Zeit fehlte im deutschen Schrifttum eine zusammenfassende Darstellung der modernen Phylogenetik. Ein Einzelner allerdings konnte ein solches Buch nicht mehr schreiben, das dazu beitragen soll, die Klärung des genetischen Problems im weitesten Sinne zu fördern zu Nutzen einer naturwissenschaftlichen Biologie als einer Grundwissenschaft von hervorragend weltanschaulicher Bedeutung.

Das Werk ist mehr als eine Sammelschrift geworden und kann wohl den Anspruch erheben, als eine Gemeinschaftsarbeit genommen zu werden. Sein harmonisches Gefüge, die Vereinigung der Ergebnisse des Theoretikers und Praktikers, des Geophysikers, Geologen, Paläontologen, Zoologen, Botanikers, Genetikers, Anthropologen, Psychologen und Philosophen aber spricht als solches genügend für seinen Wahrheitsgehalt.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA

Neuerscheinung

Genetische Studien an Marchantia

Einführung einer neuen Pflanzenfamilie in die genetische Wissenschaft

Von Dr. **Hans Burgeff**
Professor der Botanik, Würzburg

Mit 281 Abbildungen im Text

VIII, 296 S. gr.8° 1943 RM 20.—, geb. 22.—

Inhalt: Vorwort. / I. Teil. **Entwicklung, Bau, Phasenwechsel und physiologische Funktionen des Marchantia-Thallus.** A. Einleitung. B. Entwicklung, Bau und Phasenwechsel. C. Die Funktionen des Thallus. / II. Teil. **Untersuchungen an europäischen Marchantia-Arten.** A. Systematisches: Verbreitung der Arten. 1. Marchantia polymorpha L. 2. Marchantia aquatica Nees. 3. Marchantia alpestris Nees. B. Die Entwicklung der M. polymorpha. C. Die Mutationen der Haplophase. D. Bivalente und plurivalente Gametophyten. E. Genetische Analyse der Mutationen der M. polymorpha. F. Die Konversion der labilen Mutationen mollis, violacea und rugosa. G. Analyse von aus der Meiosis stammenden Sporenverbänden. H. Kreuzungen mit Bivalenten. I. Mutation bei M. aquatica und M. alpestris. K. Artkreuzungen. / III. Teil. **Tropische Marchantia-Arten.** A. Artkreuzungen mit univalenten Arten. B. Mutationen an arthybridem Material der univalenten Arten calcarea, multiradia, stenolepida und palmatoides. C. Genetische Analyse: 1. Die Beurteilung der Phaene. Kombination der Spaltung der Phänotypen. 2. Die Tetradenformen. D. Bastarde univalenter Arten in der Diplophase. E. Kreuzungen univalenter Arten mit bivalenten, bivalenter mit univalenten. / IV. Teil. **Übersicht über die Ergebnisse der Teile II und III.** Zur Charakterisierung der Vererbung bei den Haplonten. Zytologie. Phaenogenese. Labile Mutation, Zell- und hormonale Differenzierung. / V. Teil. **Über die Möglichkeit phylogenetischer Deutung der Mutationsrichtungen bei Marchantia.** A. Merkmale der Varietäten und Arten. B. Merkmale der Gattungen, Goebels Rückbildungsreihen der Marchantiales und die Ergebnisse der Mutations-Analyse. / VI. Teil (Anhang). **Beiträge zur Systematik der Gattung Marchantia.** A. Einleitung. B. Beschreibungen: 1. Marchantia nitida Lehm. et Lndnbg., 2. March. nitida var. xerophila n. v., 3. March. cataractarum Schiff., 4. March. cataractarum var. luzonica n. v., 5. March. palmata Nees var. multiradia Schiff., 6. March. palmata Nees var. major thermarum Schiff., 7. March. stenolepida (Herzog. i. l.) spec. nov., 8. March. calcarea spec. nov., 9. March. palmatoides spec. nov., 10. March. planiloba Steph. (var.?), 11. March. planiloba Steph. var. Walteri n. v., 12. March. Treubii Schiff., 13. March. geminata Nees, 14. March. geminata Nees var. divaricata Schiff., 15. March. geminata Nees var. violaceobarbata (Herzog i. l.) n. v., 16. March. geminata Nees var. flavescens n. v., 17. March. acaulis Steph., 18. March. grisea spec. nov., 19. March. grisea spec. nov. var. sumatrana n. v. / Literaturverzeichnis. / Register.

Bei der Suche nach Objekten für seine Mutationsstudien geriet der Verfasser 1920 an Marchantia, deren Art polymorpha reiche Möglichkeiten in der Variabilität der Form verhieß. Die Untersuchungen an M. polymorpha liefen bis 1932. 1928 brachte er aus dem Fernen Osten reiches Material an tropischen Marchantia-Arten mit, das die M. polymorpha ablöste und zum wichtigsten Beobachtungsmaterial dieser Untersuchungen wurde.

Die Form der Darstellung weicht von der in genetischen Arbeiten üblichen bedeutend ab. Die Organisation der hochdifferenzierten Lebermoose ist von der anderer Pflanzen so verschieden, daß ein Verständnis für die formbildenden Vorgänge nur durch eingehende Untersuchung der Entwicklungsgeschichte möglich gemacht werden konnte. Um ausgedehnte Beschreibungen zu vermeiden und doch Begriffe von Formunterschieden geben zu können, mußte Verf. ungewöhnlich zahlreiche Bilder bringen, teils Zeichnungen, teils Lichtbilder, die ersteren, soweit nicht besonders bemerkt, von eigener Hand.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA